ISSN 0006—8136

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

5

МАЙ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *А. И. Кац*

Сдано в набор 08.02.79. Подписано к печати 24.04.79. М-27079. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 11 = 15.40 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.03. Тираж 2754. Тип. зак. 107

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.9 (571.651)

Б. А. Юрцев, А. А. Коробков

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ АНАДЫРЯ (1977 г.)

B. A. YURTSEV, A. A. KOROBKOV. FLORISTIC FINDS IN THE DRAINAGE AREA OF THE ANADYR RIVER (1977)

С краткими экологическими комментариями приводятся новые местонахождения 64 видов и подвидов сосудистых растений в бассейне нижнего и среднего течения Анадыря, выявленные в ходе ботанико-географических исследований Анадырского отряда Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (июнь—сентябрь 1977 г.); всего изучено пять конкретных флор. Среди находок — один новый для науки гибридный таксон (*Cardamine victoris* × *microphylla*), один подвид, новый для СССР и Евразии (*Astragalus alpinus* ssp. *alaskanus* Hult.), 19 видов, новых для бассейна Анадыря. Обсуждается фитогеографическое значение находок. Чисто равнинная конкретная флора устья Анадыря (мыс Американская Кошка, северный вариант подзоны крупных стлаников) по суммарной доле арктических и арктоальпийских видов (26.5%), «южнее» горных флор, принадлежащих основному варианту той же подзоны (41.5—45.3%).

С конца июня по начало сентября 1977 г. сотрудники Ботанического института АН СССР П. Г. Жукова, А. А. Коробков и Б. А. Юрцев (Группа растительного покрова Крайнего Севера) и студентка-практикантка Московского государственного университета М. Г. Васильева проводили флористические и ботанико-географические исследования в бассейне нижнего и среднего течения Анадыря по программе ботанико-географических эталонов (Юрцев, 1973).

Изучены флора и растительность в окрестностях следующих пяти пунктов (см. рисунок): 1. Северо-западная оконечность хр. Рарыткин в бассейне правого притока р. Лесной, с прилежащими участками межгорной котловины р. Лесной и низменности на правобережье Анадыря — **СЗ Рарыткин**, 2—18 VII 1977, Васильева, Жукова, Коробков, Юрцев. Основной вариант подзоны крупных стлаников, амплитуда высот от 100—700 м над ур. м. до 20 м на берегу Анадыря; склоны гор до 400 м над ур. м. относятся к подгольцовому поясу с господством стлаников, преобладают выходы кислых (осадочных и магматических) горных пород; около 270 видов сосудистых растений на площади ~ 100 км², не считая 18 видов, отмеченных Юрцевым 14—15 VII в пойме Анадыря в 10 км к северо-востоку от основного участка.

2. Верховья р. **Бычьей** (левый приток р. Белой, правого среднего притока Анадыря), западный макросклон хр. Пекульней и межгорная котловина района слияния рек Левой и Правой Бычьих, 23—30 VII, те же коллекторы. Подзона южных гипоарктических тундр, амплитуда абсолютных высот от 300 до 1000 м; горные породы преимущественно магматические, разнообразного литологического состава — от ультраосновных, базальтов, диабазов до кислых (гранитоиды), а также слабо сцементированные третичные конгломераты, угли и др.; около 380 видов на площади менее 100 км² (около 270 видов было зарегистрировано в первом же однодневном маршруте).

3. Среднее течение р. **Сев. Пекульнейвеем** (левый приток р. Анадырь, впадающий в нее несколько ниже р. Белой) при устье р. Кривой; западный макросклон южной части хр. Пекульней у выхода в Бельскую низину, 31 VII—9 VIII, Васильева, Жукова, Коробков. Северный вариант подзоны крупных стлаников; пояс стлаников здесь прерывистый и простирается не более чем на 100 м от подножья склонов по вертикали, абсолютные отметки от ~200 до 400 м; состав горных пород как в предыдущем пункте; около 370 видов сосудистых растений на площади менее 30 км^2.

4. Окрестности пос. **Отрожного** в южной части Усть-Бельских гор, долина р. Маврина, 10—20 VIII, те же коллекторы. Основной вариант той же подзоны — переход к северному варианту; амплитуда абсолютных высот от менее 100 до 270 м, сочетание низких сопок с пологими склонами и широкой закочкаренной долиной, южная окраина Усть-Бельского массива ультраосновных пород, имеются также небольшие выходы известняков, гранитоиды; как и на двух предыдущих участках, широко распространены скалы-останцы; свыше 300 видов сосудистых растений на площади около 25 км^2.

5. Окрестности мыса Американская Кошка (**устье Анадыря** — левобережье реки у места впадения в зал. Онемен), песчано-галечниковая коса и прилежащие участки Нижне-Анадырской низменности, 1—3 IX, О. М. Афонина, Коробков, Юрцев.

Северный вариант подзоны крупных стлаников; заросли последних (с доминированием ольховника) преобладают на склонах 30—40-метровой террасы; наивысшие абсолютные высотные отметки водоразделов свыше 70 м над ур. м., водоразделы заняты однообразной кустарничково-пушицево-кочкарной сфагново-зеленомошной тундрой; днища озерных котловин и широких западин заболочены, крутые склоны их покрыты сообществами стлаников; отсутствуют сухие горные и сырые эутрофные варианты тундр; нивальные тундры и луговины обедненного состава вкраплены крупными пятнами в фон склоновых зарослей стлаников; собственно пойма представлена узкой осолоненной полосой пляжа, сильная опресненность вод реки и залива — причина более чем скудной представленности комплекса галофитов; 137 видов сосудистых растений на площади около 20 км^2 (список неполон, но все основные типы местообитаний осмотрены, поэтому едва ли можно ожидать очень большого пополнения его в будущем).

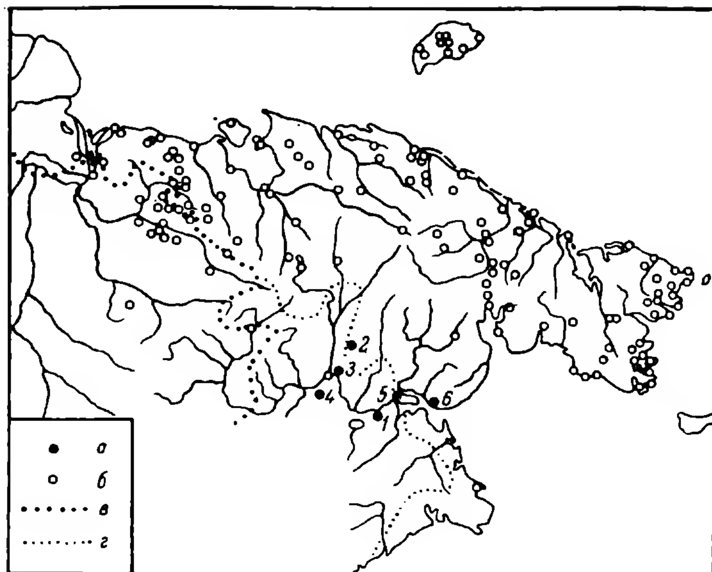
Кроме того, в период с 27 VI по 6 IX эпизодически проводились экскурсии в окрестностях поселков **Шахтерский** и **Шахтерский-3** (см. рисунок, *в*).

Общая характеристика природных условий территории и основных ботанико-географических закономерностей района исследований дана в работе Юрцева (1978).

Ниже с краткими комментариями перечислены основные флористические находки, сделанные летом 1977 г.

Cystopteris montana (Lam.) Bernh. Отрожный: скалы по берегу ручья в 3 км к югу от поселка в зарослях ольховника и кедровника, 12 VIII. Первая находка в бассейне Анадыря — в самом центре широкого просвета между местонахождениями в бассейне Пенжины и на берингийском побережье Чукотского п-ова.

Gymnocarpium continentale (Petrov) Pojark. СЗ Рарыткин, 9 VII; Отрожный, 12 VIII. Каменистые россыпи и скалы в подгольцовом поясе зарослей крупных стлаников (горные породы от кислых до ультраосновных). В пределах собственно Чукотской тундры (вне ареалов лиственницы и кедрового стланика) вид не обнаружен. Показанное Хультеном (Hultén, 1968 : 57, fig.) местонахождение *G. robertianum* (Hoffm.) Newm. (incl. *Dryopteris continentalis* Petrov) на юго-востоке Чукотского п-ова, очевидно, основано на данных Б. А. Тихомирова (1957) о произрастании *D. continentalis* в окрестностях Сенявинских горячих источников (рядом с источником); однако в более поздней работе Тихомиров (1959 : 598) приводит то же растение под названием *Dryopteris linnaeana* C. Christ., что оговорено в специальном примечании. Любопытно, что при



а — пункты сборов в бассейне Анадыря в 1977 г. (обозначения даны в тексте), *б* — прочие пункты детальных флористических исследований в Чукотской тундре и соседних районах в 1964—1977 гг., *в* — северо-восточная граница распространения лиственничных редколесий, *г* — северо-восточная и восточная границы подзоны крупных стлаников.

двукратном посещении Сенявинских терм — в 1970 г. с Ю. П. Кожевниковым и в 1972 г. с В. Ю. Разживиным — нам удалось обнаружить на выходах щебня, непосредственно у самых горячих источников, притом в значительном количестве, лишь *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, не отмеченный Тихомировым; *G. dryopteris* (L.) Newm. найден нами в окрестностях более северных горячих источников — в долине р. Гильмимливеем (Юрцев и др., 1975); однако здесь он растет в нижней части северного склона долины — выше горячих источников.

Equisetum sylvaticum L. СЗ Рарыткин, 8 VII. Встречено несколько корневищных клонов в нижней части северо-западного террасированного склона горной долины — на нивальных луговинах, чередующихся с высокими кустами ольховника. В сходной обстановке растение найдено нами ранее на юго-востоке Чукотского п-ова (р. Гетлянен) и у северо-восточной оконечности Корякского нагорья (и побережья). Новость для флоры бассейна Анадыря. *E. sylvaticum* определен нами также в сборах А. Т. Швирста из южной части Нижне-Анадырской низменности (оз. Александра).

Lycopodium clavatum L. ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel. СЗ Рарыткин: травянисто-кустарничковая нивальная тундра подножья северо-западного склона горной долины (подгольцовый пояс), 5 VII.

Koeleria asiatica Domin. Бычья: сухие щебнисто-пятнистые горные тундры на сильно измельченном элювии и делювии базальта, в привершинной части горы (свыше 500 м над ур. м.) и на южном склоне останцовых скал в межгорной впадине, 23 и 29 VII. Отрожный: кустарничково-разнотравная тундра на V надпойменной террасе р. Маврина, 16 VIII; склон сопки, пятнистая кустарничково-дриадовая тундра, 14 VIII. Ранее был известен из северной части Усть-Бельских гор. Местонахождение в средней части хр. Пекульней (р. Бычья) — связующее между группой местонахождений в Усть-Бельских горах и таковыми в районе оз. Эльгыгытгын (истоки р. Белой) и далее на песчаных островах и побережье Чаунской губы (Юрцев и др., 1973).

Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. Бычья: левобережная

часть горной долины р. Правой Бычьей, сырой шлейф северного склона диабазовой горы, на мокром суглинисто-щебнистом делювии в пятнистой эутрофной тундре с кальцефитами, обильно, 29 VII. Сев. Пекульнейвеем: нижняя часть западного склона сопки, сырая пятнистая разнотравно-ивнячковая эутрофная тундра (с кальцефитами), 6 VIII. Отрожный: в сходных условиях.

Новость для флоры бассейна Анадыря! Серия анадырских местонахождений, приуроченных к древней осевой тектонической структуре с выходами основных и ультраосновных пород, существенно сокращает разрыв между многочисленными местонахождениями в восточной части Чукотского п-ова (в основном известняки) и обособленными фрагментами ареала в северо-восточной тундровой части Анюйского нагорья — р. Вернитакайвеем, палеозойские карбонатные породы (Петровский, Королева, 1975) и в южной части Корякского (Харкевич, Буч, 1976).

Scirpus maximowiczii C. B. Clarke. СЗ Рарыткин: сырая осоково-кустарничково-моховая тундра на высокой седловине у верхнего предела подгольцового пояса, 7 VII. Бычья: сырой шлейф левобережного северо-восточного склона горной долины р. Бычьей, пятна вымокания в осоково-кустарничково-моховой эутрофной тундре, 30 VII. Сев. Пекульнейвеем: долина р. Кривой, нижняя часть северо-западного склона сопки, сырая пятнистая разнотравно-злаково-осоковая эутрофная тундра, 6 VIII. Отрожный: берег ручья, кустарничковый ольховник с примесью кедрового стланика, 18 VIII. В бассейне Анадыря ранее был известен лишь из окрестностей пос. Шахтерского и из верховий Канчалана (сборы Ю. П. Кожевникова). Новые местонахождения — связующие между основной (приохотской) частью ареала и местонахождениями в южной части Чукотского нагорья (верховья р. Паляваам, оз. Рымыркен в бассейне р. Пегтымель).

Kobresia sibirica Turcz. ex Bess. Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 9 VIII. Умеренно-сырые эутрофные горные тундры на делювии основных пород. Оба пункта в хр. Пекульней как бы продолжают серию прежних местонахождений в Усть-Бельском массиве; однако на Центральной и Западной Чукотке вид не найден (Юрцев и др., 1973).

Carex duriuscula C. A. Mey. Отрожный: долина р. Маврина и ее правого притока в 4 км ниже поселка, вершина береговой скалы, осочково-разнотравная петрофитно-степная группировка, 14 VIII. Первое местонахождение в бассейне Анадыря. Ближайшие местонахождения этого типично степного вида в Азии — на Западной Чукотке (от горного правобережья Колымы до пос. Паляваам) и в среднем течении р. Омолон, в Америке — в бассейне среднего течения Юкона.

C. maritima Gunn. Отрожный: долина р. Маврина, пологий шлейф склона гор, пятнистая эутрофная кустарничково-разнотравная тундра, 14 VIII. Новость для флоры бассейна Анадыря! Ближайшие местонахождения этого преимущественно арктического вида — на островах Айон и Врангель и побережьях Чукотского п-ова.

C. bicolor Bell. ex All. Сев. Пекульнейвеем: надпойменная терраса при впадении р. Кривой, осоково-моховая тундра по берегу старицы, 4 VIII. Первая находка в бассейне Анадыря, сокращающая разрыв между ранее известными местонахождениями в среднем течении р. Паляваам (у юго-восточного предела Западной Чукотки), на юге Корякского побережья и востоке Чукотского п-ова.

C. lyngbyei Hornem. (incl. *C. cryptocarpa* C. A. Mey.). Правый берег Анадыря вблизи северных отрогов хр. Рарыткин, берега стариц, затопляемых при паводках Анадыря, и пойменное болотце в нижнем течении ручья. Отрожный: осочник по берегу и в русле р. Лев. Маврина, 17 VIII. Устье Анадыря: озерко в приустьевой части ручья. Первое и третье местонахождения — в зоне влияния слабых морских приливов, второе — вне досягаемости приливов. Растение не является облигатным галофитом, хотя и тяготеет к морским побережьям.

C. supina Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. Бычья, 23 и 29 VII;

Сев. Пекульнейвеем, 2 и 6 VIII. Один из доминантов степных группировок сухих гребней и южных склонов останцовых базальтовых скал.

Salix reptans Rupr. Бычья: сырые пятнистые эутрофные тундры на северном склоне базальтовой горы, 23 VII. Преимущественно арктический вид со спорадическим распространением на Чукотке. Новая находка — связующая между прежними местонахождениями на севере Усть-Бельского массива и близ оз. Эльгыгытгын в верховьях р. Белой (Юрцев и др., 1975).

S. recurvigemmis A. Skvorts. Бычья: левый борт долины р. Правой Бычьей, кустарничково-разнотравно-осочковая сырая эутрофная тундра с кальцефитами, 30 VII. Сев. Пекульнейвеем: пятнистые эутрофные тундры горных седловин и шлейфов склонов, 8 и 9 VIII. Отрожный: каменистый склон к ручью, 12 VIII. Ранее был известен лишь с анадырско-чаунского водораздела (оз. Эльгыгытгын). Северо-восточная граница ареала вида проходит по р. Куэквунь — через верховья рек Кувет и Палявaам (Центральная Чукотка) — по хр. Пекульней и Усть-Бельским горам.

Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm. Бычья: северо-восточный склон базальтовой горы, дриадово-ивнячково-моховая тундра, часто — у сусликовин, 23 и 28 VII. Сев. Пекульнейвеем: верхняя часто ложбины стока, сырая пятнистая разнотравно-осочковая тундра, 2 VIII. Отрожный: пологий шлейф склона, пятнистая разнотравно-кустарничковая эутрофная тундра, 14 VIII.

Claytonia tuberosa Pall. ex Roem. et Schult. Бычья: юго-западный склон ущелья базальтовой горы, нивальный луг, 28 VII. Сев. Пекульнейвеем: р. Кривая в 3 км от устья, северо-восточный склон, сырая пятнистая эутрофная тундра, 9 VIII. Отрожный: надпойменная терраса р. Маврина, кустарничково-осоковая тундра, на оголенном грунте, 14 VIII.

Claytoniella vassilievii (Kuzen.) Jurtz. Бычья: обнаружены три небольшие локальные популяции на склонах базальтовой горы левобережья р. Бычьей ниже истока: 1) на сырой полосчато-пятнистой эутрофной тундре с кальцефитами в депрессии верхней части северного склона горы, редкие угнетенные особи, только одна — с цветками, 23 VII; 2) на сходном местообитании в верхней части днища глубокого ущелья с заиоздалым сходом снега, многочисленные, пышно цветущие особи, 28 VII; 3) в нижней трети северо-западного склона горы, сырая эутрофная луговина, обильно, много цветущих особей, 28 VII. СЗ Рарыткин: на обследованном участке вид не обнаружен, но он описан из верховий р. Лесной с северного подножья горы Иргуней (Острая Сопка на современных картах), в 15 км от границ обследованного участка. Ближайшие местонахождения — на северном побережье Анадырского лимана (отроги Золотогорского хребта) и в северной части Корякского побережья.

Trollius chartosepalus N. Schipcz. Бычья, Сев. Пекульнейвеем. Нивальные тундры и луговины на основных породах. В бассейне Анадыря ранее вид был известен с северного побережья Анадырского лимана и с истоков р. Белой (оз. Эльгыгытгын).

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge. Бычья, 23 и 30 VII. Обычен на щебневато-суглинистых голых пятнах в привершинной части базальтовой горы и на сыром шлейфе левого борта горной долины р. Правой Бычьей (делювий диабаза). Ранее был известен лишь с северных окраин бассейна Анадыря (р. Комариная, верховья Канчалана).

Cardamine microphylla Adams. Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 8 VIII; Отрожный, 14 VIII. Обычное и массовое растение нивальных и среднезаснеженных зимей эутрофных тундр.

C. victoris N. Busch. Бычья: сырая полосчато-пятнистая эутрофная тундра на делювии плагиогранита, гипербазитов и диабазов; спорадически, но обильно (на делювии базальта, в том числе в местах произрастания экологичеоки сходного вида *Claytoniella vassilievii*, не обнаружен). Сев. Пекульнейвеем: ивнячково-осоковая сырая пятнистая тундра в ниж-

ней части восточного склона сопки, 2 VIII. Отрожный: в сходных местообитаниях.

Cardamine victoris×microphylla. Бычья: шлейф юго-западного склона отдельной низкой гранитной сопки в ущелье р. Левой Бычьей, на крупном солифлюкционном щебневато-суглинистом голом пятне (делювий плагиогранита), вместе с *C. microphylla*, 26 VII (2n=28, фиксация и подсчеты П. Г. Жуковой; то же число хромосом известно у обоих родительских видов). Встречен один стерильный корневищный клон. Пластинка листа плоская, широколанцетная, темно-зеленая, обычно цельнокрайная, редко — с косо вверх направленной узкой боковой лопастью; влагалище листа в отличие от *C. victoris* не мясистое.

Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. Сев. Пекульнейвеем: нижняя часть южного склона, каменистая россыпь, 3 VIII. Отрожный: пятнистая кустарничково-разнотравная эутрофная тундра на пологом шлейфе склона, 14 VIII. Ранее вид был известен из северной части Усть-Бельских гор; пекульнейское местонахождение — промежуточное между усть-бельскими и центральночукотскими точками (р. Кусьвеем и р. Кувет при впадении р. Геунто), составляет вместе с ними северо-восточную границу распространения вида в Азии.

Draba pilosa DC. Бычья: северо-восточный склон базальтовой горы, щебневато-суглинистые голые пятна, 23 VII. Отрожный: скальные обнажения на вершине низкой сопки, 14 VIII. Преимущественно арктический вид, новость для флоры бассейна Анадыря (прежние сборы — с анадырско-чаунского водораздела).

D. barbata Pohle. Сев. Пекульнейвеем: травянистая прогалина среди ольховника в нижней части восточного склона, 2 VIII; пятнистая кустарничково-дриадовая тундра на шлейфе западного склона, 6 VIII. Отрожный: каменисто-пятнистая дриадовая тундра на склоне сопки, 14 VIII. Первые сборы преимущественно арктического восточносибирского вида в бассейне Анадыря; ранее был известен с анадырско-чаунского водораздела (оз. Эльгыгытгын).

Saxifraga porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. СЗ Рарыткин, 2 VII; Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 6 VIII. Нивальные тундры в надгольцовом и гольцовом поясах, у снежников и вдоль водотоков, часто и обильно. В стланиковом секторе бассейна Анадыря ранее не был известен.

Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb. СЗ Рарыткин: пойменные ольховники с тополем и ивами; фрагменты высокотравья на прогалинах среди нуртин ольховника на многоснежных северных склонах, 4 VII. Бычья: фрагменты высокотравья в нижней и средней частях юго-западного и северного склонов базальтовой горы, 25 и 28 VII. Сев. Пекульнейвеем: в сходных условиях, 4 VIII. Крайние северо-северо-восточные местонахождения вида, не редкого на Южной Чукотке.

Potentilla biflora Willd. ex Schlecht. Бычья: сырые эутрофные тундры с кальцефитами на делювии базальта и диабаза, встречены две локальные популяции, 23 и 30 VII. Сев. Пекульнейвеем: кустарничково-злаковая луговина на шлейфе западного склона к ручью, 6 VIII. На Центральной Чукотке и правобережье Анадыря вид не найден.

P. anadyrensis Juz. Сев. Пекульнейвеем: в 1.5 км ниже устья Кривой, юго-восточный склон, на камнях под останцом, 4 VIII. Отрожный: каменисто-пятнистая дриадовая тундра на склоне сопки, 14 и 17 VIII. Эндемик бассейнов Анадыря и Пенжины.

P. vahliana Lehm. s. l. Сев. Пекульнейвеем: вершина останцовой сопки в долине, каменистая дриадовая тундра, 4 VIII; вершина сглаженного гребня, разнотравно-куртинно-дриадовая тундра, 6 VIII; разнотравная куртинная тундра на сухом щебнистом северо-восточном склоне, 9 VIII. Новость для флоры бассейна Анадыря. Особенно интересна и необычна мелколистная форма с длинным густым оттопыренным, несколько извилистым опушением верхней стороны листочков.

P. rubricaulis Lehm. s. l. Сев. Пекульнейвеем: вершина останцовой скалы у подножья восточного склона сопки, сухая злаково-разнотравная луговина и там же на микротеррасках в теневой части останца, 2 VIII. Как и прочие образцы с Чукотки, наши растения, возможно, имеют гибридное происхождение (*P. anachoretica*×*arenosa* или *nivea*?). Листья частью тройчатые, частью перистые с 3—4 сближенными долями, иногда почти пальчатые. У части образцов черешки с войлочным опушением, у других они волосистые и войлочные. Первые сборы в бассейне Анадыря.

P. anachoretica Sojak. Сев. Пекульнейвеем: вместе с предыдущим видом, 2 VIII; в 1.5 км ниже устья р. Кривой, останец на вершине сопки, 4 VIII. Новость для флоры бассейна Анадыря.

Chamaerhodos erecta (L.) Bunge. Отрожный: долина р. Маврина и ее правого притока в 4 км ниже поселка, южная сторона вершины береговой скалы, разнотравно-осочковая петрофитно-степная группировка, 14 VIII. Первая находка лугостепного сибирско-монгольского вида в бассейне Анадыря и на территории Чукотского национального округа. Крайний восточный пункт ареала: ближайшее местонахождение — в верхнем течении Колымы близ пос. Сеймчан (Хохряков, 1976). Новая находка сокращает более чем на $^1/_3$ расстояние между краевыми частями ареалов *Ch. erecta* и американского *Ch. nuttallii* (Torr. et Gray) Picker. (*Ch. erecta* ssp. *nuttallii* (Torr. et Gray) Hult.; межгорные котловины южно-центральной Аляски, северные районы области прерий).

Dryas incisa Juz. СЗ Рарыткин, 4 VII; Бычья, 23 24 и 30 VII; Сев. Пекульнейвеем, 1, 2, 6 и 9 VIII; Отрожный, 14, 16 и 17 VIII; пос. Шахтерский и Шахтерский-3, 6 IX. На делювии основных пород — обычное, массовое растение, доминирующее в разнотравно-дриадовых моховых эутрофных тундрах; на кислых горных породах редок (СЗ Рарыткин). В сухих вариантах горных тундр местами обычна экологическая раса с плотноопушенными сверху листьями. Как известно, С. В. Юзепчук (1929) относил этот вид, описанный с горного правобережья Колымы в ее нижнем течении, к ряду *Chamaedrifoliae* Juz., сближая его с *D. octopetala* L. s. str. Однако изучение типовых образцов (сборы Августиновича 2 VII 1875, LE) и массовых сборов из разных районов Чукотки и других горных районов Северо-Восточной Азии, а также наблюдения в природе показали, что по характеру опушения листьев (отсутствие ветвистых и железистых волосков) *D. incisa* примыкает к видам ряда *Tenellae* Juz. (*D. integrifolia* M. Vahl, *D. crenulata* Juz.), хотя в местах контакта с видами рядов *Chamaedrifoliae* и *Punctatae* Juz. нередко можно встретить растения облика *D. incisa* с примесью коричневых ветвистых волосков на черешке и жилках листьев, а иногда и с редкими железистыми волосками. То же отмечается у *D. integrifolia* и *D. crenulata*.

Sorbus anadyrensis Kom. Сев. Пекульнейвеем: седловина водораздела с р. Кривой, уступ северо-западного склона, останцы, 9 VIII. Правый берег Анадыря близ северных отрогов хр. Рарыткин, на старом песчаном береговом вале у опушки зарослей стлаников, 15 VII. В обоих пунктах цветет и плодоносит. В собственно Чукотской тундре вид неизвестен.

Astragalus polaris Benth. (*A. atlasovii* Kom.). Бычья: сухие участки песчано-галечниковой поймы реки ниже и несколько выше места слияния рек Левой и Правой Бычьих, 24 и 30 VII; местами переходит на сыпучие подножья подмываемых крутых береговых склонов, сложенных третичными конгломератами. Сев. Пекульнейвеем: песчано-галечная пойма с ивняком и разнотравьем, 1 VIII. Ниже по течению р. Сев. Пекульнейвеем вид ранее был собран В. Н. Васильевым; образцы, определенные как *A. atlasovii* Kom., позднее визированы монографом американских астрагалов Р. Барнеби как *A. polaris* (LE). На Южной Чукотке вид известен также с Корякского побережья (Полежаев и др., 1976). Кроме того, встречается на п-ове Камчатка, на Западной и Юго-Западной Аляске (приморские и приречные галечники).

A. alpinus L. ssp. *alaskanus* Hult. 1944, Fl. Alaska a. Yukon, 4 : 1082. Бычья: вместе с *A. polaris* и *A. alpinus* ssp. *alpinus* на сухих приречных

галечниках, 24 VII. Сев. Пекульнейвеем: песчано-галечная коса, 1 и 3 VIII (2n=16, данные П. Г. Жуковой). Новость для флоры СССР! Наши образцы четко отличаются от растущих рядом с ними особей *A. alpinus* s. str. несколько более мелкими, почти белыми цветками, голубоватыми лишь у верхушки лодочки, и крыльями, намного более узкими, но зато более длинными, чем лодочка; последняя намного короче флага. Эти особенности вполне соответствуют диагнозу Хультена. Ssp. *alaskanus* ранее был известен из внутренних районов Аляски и с п-ова Сьюард, где, по данным Хультена и американских авторов, он связан переходными формами с ssp. *alpinus*; последнее не наблюдается в хр. Пекульней, что, вероятно, объясняется различием в числе хромосом (на Чукотке обычна тетраплоидная форма ssp. *alpinus*).

A. kolymensis Jurtz. СЗ Рарыткин: пятнистая разнотравно-кустарничковая ритидиевая тундра на краевом уступе гребня горы, 7 VII. Бычья: щебнисто-пятнистая горная тундра на вершине низкой отдельной сопки, элювий плагиогранита, 26 VII. Сев. Пекульнейвеем: горная тундра, 6 VIII. Ранее этот западночукотский («колымско-чаунский») гипоарктический континентальный вид, обычный и в районе охотско-колымского водораздела, не был известен в бассейне Анадыря. Рарыткинская краевая популяция выделяется преобладанием грязно-лиловых тонов в окраске венчика, что не характерно для данного вида; часть особей имеет грязно-белый венчик с лиловатыми прожилками и лиловое пятно на лодочке. Северо-восточная граница ареала *A. kolymensis* проходит через р. Куэквунь и верховья р. Кувет (Центральная Чукотка), хр. Пекульней и хр. Рарыткин. По подсчетам П. Г. Жуковой, рарыткинская популяция имеет то же число хромосом, что и другие чукотские популяции (2n = 64).

A. pseudadsurgens Jurtz. Сев. Пекульнейвеем: верхняя часть северо-восточного склона сопки в 1.5 км ниже устья р. Кривой, разнотравно-дриадовая тундра в верхней части юго-восточного склона и щебнистый южный склон сопки, 4 VIII. Первая находка в бассейне Анадыря (прежние сборы на Чукотке — в среднем течении р. Паляваам и р. Амгуэмы, Чукотское нагорье).

Oxytropis semiglobosa Jurtz. Сев. Пекульнейвеем, 3 VIII; Отрожный, 13 VIII. Щебнисто-пятнистые разнотравно-дриадовые тундры на делювии основных пород, чаще на южных склонах гор; встречаются спорадически, но иногда в заметном обилии. Помимо разных районов Чукотки и бассейна Анадыря (подзона стлаников), вид известен из приколымских районов хр. Черского (известняки), в южной части Колымского и Корякского нагорий и с о. Верхотурова (Харкевич, Буч, 1976; Харкевич и др., 1977). Близок к *O. ajanensis* (Regel et Til.) Bunge, но хорошо отличается от него, наиболее четко — признаками чашечки (зубчики длиннее трубки, флаг незначительно выступает из чашечки). Образует компактные подушковидные (не расползающиеся) дерновинки.

Vicia macrantha Turcz. ex Jurtz. Отрожный: долина р. Маврина, травяной ерник *Betula extremiorientalis* на южном склоне по берегу ручья, 14 VIII. Устье Анадыря: низкий песчано-галечниковый вал, со стороны реки (на берегу залива отсутствует), 2 IX.

Geranium erianthum DC. СЗ Рарыткин, 5 VII; Отрожный, 17 VIII. В бассейне Анадыря, по-видимому, не выходит за пределы подзоны стлаников, а также лесных районов. Растет в травяных ольховниках, тополевниках и на лугах таликовой зоны поймы и нижних частей склонов.

Myriophyllum spicatum L. Устье Анадыря: приустьевое расширение русла ручья, подпруженного береговым валом, в зоне паводков Анадыря, 1 IX.

Pyrola minor L. СЗ Рарыткин, 5 и 9 VII; Сев. Пекульнейвеем, 9 VIII; устье Анадыря, 1 IX; пос. Шахтерский: подножье склона левого борта долины р. Волчьей, 25 VIII. Обычное растение ивняков и луговин высокой поймы, а также луговинных тундр и ольховников нивальных террас склонов (подгольцовый пояс).

Rhododendron aureum Georgi. СЗ Рарыткин, 2 VII; Бычья, 26 VII; Сев. Пекульнейвеем, 7 VIII; Отрожный, 17 VIII; устье Анадыря, пос. Шахтерский. В подзоне крупных стланвков — высокоактивный вид, вне ее, в пределах Южной Чукотки, встречается повсеместно, как правило, в кустарничковых тундрах у окраин снежников. На Западной Чукотке известен из одного пункта (р. Извилистая, приток р. Омрелькай).

R. camtschaticum Pall. СЗ Рарыткин, 4 и 7 VII; Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 8 VIII. Обычное растение щебнистых горных тундр, также луговинных кустарничковых тундр окраин снежников. Предпочитает кислые горные породы, избегает ксеротермные варианты тундр. В подзоне стлаников, помимо гольцов, встречается и в подгольцовом поясе — на курумниках, щебнистых полянах среди зарослей кедрового стланика, каменистых участках вблизи крупных снежников.

Phyllodoce coerulea (L.) Babingt. СЗ Рарыткин, 4 VII; Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 9 VIII. Как и предыдущий вид, тяготеет к хребтам, где зимой выпадает много снега. Растет в луговинных кустарничковых тундрах и в ольховниках вокруг больших снежников. В отличие от *Rh. camtschaticum* вид проник из бассейна Анадыря в один из соседних районов Западной Чукотки (р. Угаткын), а также в восточную часть Центральной Чукотки (р. Экиатап).

Trientalis europaea L. s. l. СЗ Рарыткин: пойма притока р. Лесной в таликовой зоне, травянистые ольховники с тополем, ивняк *Salix krylovii*; низкая надпойма, прогалины среди ивняка *S. krylovii* с ярусом голубики, 5 VII. Правый берег Анадыря вблизи отрогов хр. Рарыткин: низкотравные луговины в понижениях между песчаными береговыми валами, 15 VII. Устье Анадыря: травяной ольховник в приустьевой части долинки ручья, 1 IX. Листья у анадырских образцов распределены по стеблю, как у европейских популяций, но относительно шире и несколько притуплены.

Gentiana prostrata Haenke. Сев. Пекульнейвеем: пятнистая разнотравно-ивнячково-осоковая тундра на шлейфе западного склона, 6 VIII. Отрожный: в сходных условиях.

G. barbata Froel. Сев. Пекульнейвеем: разнотравно-злаковая луговина на I надпойменной террасе, 4 VIII; каменистый береговой склон, 8 VIII. Отрожный: луговина на шлейфе склона, у канавы, 12 VIII.

Lomatogonium rotatum (L.) Fries ex Nyman. Сев. Пекульнейвеем: пойменный разнотравный ивняк, 1 VIII; луговина по берегу ручья на шлейфе западного склона, 6 VIII. Новость для флоры бассейна Анадыря! Растение недавно было найдено на юго-востоке Чукотского п-ова (р. Гетлянен) и на Корякском побережье и нагорье.

Mertensia kamczatica (Turcz.) DC. СЗ Рарыткин, 5 и 7 VII; Бычья, 23 VII; Сев. Пекульнейвеем, 8 VIII; устье Анадыря, 1 IX. В хребтах Рарыткин и Пекульней вид весьма активен. Растет на многоснежных зимой участках — в луговинах, луговинных тундрах, кустарниках, разреженных группировках временных водотоков, сырых осыпей, галечников, у сусликовин. В северных округах Чукотской провинции не встречается.

Pedicularis tristis L. Бычья: кустарничково-разнотравная эутрофная тундра в нижней половине северо-восточного склона базальтовой горы, 23 VII. Сев. Пекульнейвеем: ивняк по берегу реки, 1 VIII, также в эутрофных разнотравно-кустарничковых тундрах. На Южной Чукотке также на Золотогорском хребте и горе Дионисий (Кожевников, 1976).

Campanula tschuktschorum Jurtz. et Fed. Бычья: дриадовая тундра на северном склоне базальтовой горы, делювий базальта, 23 VII. Первая находка вида на Южной Чукотке (большинство прежних местонахождений — на Чукотском п-ове, одно — на Центральной Чукотке).

Leontopodium kurilense Takeda. Сев. Пекульнейвеем: куртинная дриадовая тундра на пологом щебнистом северо-восточном склоне сопки, 9 VIII. Отрожный: пятнистая кустарничково-осоковая эутрофная тундра на пологом шлейфе склона долины р. Маврина, 14 VIII.

Artemisia frigida Willd. Сев. Пекульнейвеем: правый берег в 1.5 км ниже устья р. Кривой, скалистый южный склон останцовой сопки у подножья горы, 4 VIII. Первая находка азиатско-американского степного вида в бассейне Анадыря. На северо-востоке Азии вид известен с реликтовых степных участков в среднем течении Яны и Индигирки, верхнем течении Колымы, среднем течении Омолона (Хохряков, 1978); в собственно Чукотской тундре пока не найден. Широко распространен во внутренних континентальных гористых районах Аляски и Юкона, проникая здесь в Арктику по северному склону хр. Брукса и к востоку от дельты р. Маккензи. Новая находка (у самой границы Чукотской провинции) более чем на $^1/_3$ сокращает разрыв между азиатской и американской частями ареала вида (Hultén, 1968).

Nardosmia gmelinii (Turcz.) DC. Бычья, 27 и 30 VII; Сев. Пекульнейвеем, 8 VIII; Отрожный, 17 VIII. Растет на пойменных галечниках; кроме того, на левобережье р. Правой Бычьей вид встречен на сырых щебневато-суглинистых солифлюкционных голых пятнах шлейфа северо-западного склона (делювий диабаза) вместе с *Puccinellia wrightii* и *Deschampsia glauca*. В нижнем течении Анадыря и на Центральной Чукотке вид отсутствует.

Senecio kjellmanii Pors. Бычья, 26 VII; Сев. Пекульнейвеем, 4 VIII; Отрожный. Обычное растение сырых пятнистых эутрофных тундр на делювии базальта, диабазов, плагиогранита и др., также на сырых галечных временных водотоках высокой поймы. На Центральной Чукотке западная граница ареала этого амфиберингийского вида проходит несколько восточнее (реки Пильхенкуль и Куэквунь, верховья р. Кувет).

Saussurea nuda Ledeb. СЗ Рарыткин, Бычья, Сев. Пекульнейвеем, Отрожный. Всюду обычен на луговинах и луговинных тундрах, как правило, хорошо или избыточно увлажненных, нередко — с солифлюкционными полосами (ниже снежников), также в сырых ивняках.

S. oxyodonta Hult. В тех же пунктах. Характерен для умеренно увлажненных вариантов травяных ивняков, луговин, фрагментов высокотравных сообществ, сусликовин. Вид отсутствует в северных округах Чукотской провинции.

S. schanginiana (Wydl.) Fisch. Отрожный: долина р. Маврина и ее правого притока в 4 км ниже поселка, береговые скалы с гнездом хищной птицы, на микротерраске, 14 VIII. Новость для флоры бассейна Анадыря! Ближайшие местонахождения — в разных частях Северо-Анюйского хребта и в среднем течении Омолона (Хохряков, 1978).

Taraxacum albescens Dahlst. СЗ Рарыткин, Бычья, Сев. Пекульнейвеем, Отрожный. Нивальные и пойменные луговины.

T. soczavae Tzvel. СЗ Рарыткин: щебнистый южный склон гольцового гребня горы, 14 VII. Бычья: щебнистые участки в верхней части северо-западного склона базальтовой горы, 23 VII; восточная окраина платообразной вершины базальтовой горы, каменистый гребень, 28 VII. Сев. Пекульнейвеем: каменистая россыпь в нижней части склона правобережной сопки, 3 VIII. Отрожный: правый приток р. Маврина в 4 км ниже поселка, береговые скалы, 14 VIII. Прежние местонахождения в бассейне Анадыря: скалы близ пос. Усть-Белая и оз. Эльгыгытгын (у водораздела с р. Чаун). У наших образцов верхушка листа часто широкая и закругленная. Язычковые цветки лилово-розовые.



Значение новых флористических находок можно свести к следующим основным положениям.

1. Впервые в бассейне Анадыря найдены некоторые степные виды с дизъюнктивным сибирско-американским ареалом, в первую очередь *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*, *Chamaerhodos erecta* ssp. *erecta*, проникшие из Азии в Америку в периоды широкого осушения шельфа; кроме того, обнаружены новые местонахождения ранее уже приводившихся для

бассейна Анадыря лугостепных и скально-степных растений, часть из которых представлена и во флоре континентальных районов Северной Америки (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *Alyssum obovatum*, *Pulsatilla multifida* и др.). Можно предположить, что расселение некоторых относительно теплолюбивых азиатских ксерофитов в криоксеротические фазы позднего плейстоцена происходило не через осушавшийся полярный шельф, а более южным путем — через долины крупных правых притоков Колымы (Омолона и др.), бассейн Анадыря, с выходом в центральную часть беринговоморского шельфа через относительно неширокие «ворота» между ледниками, надвигавшимися на Нижне-Анадырскую низменность со стороны Чукотского и Корякского нагорий (Баранова, Бискэ, 1964); их дальнейший путь, вероятно, пролегал южнее горных ледников Чукотского п-ова — в бассейн Юкона, заслоненный с севера интенсивно оледеневавшим хребтом Брукса. Для осуществления подобных миграций необходимо допустить не только активизацию комплекса степных ксерофитов, но и уход с зональной арены олиготрофных комплексов гипоарктических кустарничков и мхов, а также крупных стлаников, резкое сокращение площади болот и кочкарников. Новые находки наиболее теплолюбивых степных ксерофитов приурочены к северной части континентального сектора подзоны крупных стлаников, где долины и нижние части склонов заняты мощными ценотическими комплексами, антагонистичными степным; сохранению последних во враждебном им окружении благоприятствует обилие в районе Усть-Бельских гор и хр. Пекульней останцовых скал основных и ультраосновных пород. Часть азиатских континентальных горных видов остановилась в своем продвижении на восток где-то вблизи рубежа Усть-Бельские горы (или хр. Рарыткин)— хр. Пекульней (*Salix recurvigemmis*, *Astragalus kolymensis*, *A. pseudadsurgens*, *Nardosmia gmelinii*, *Saussurea schanginiana*); несколько дальше продвинулись на восток *Potentilla anadyrensis* (*P. tollii* s. l.), *Phlojodicarpus villosus*, *Vicia macrantha*. Хр. Пекульней был пределом широкого развития ледников в северной части Нижне-Анадырской низменности — западнее преобладали не покрытые льдом территории; через долину р. Белой и ее истоков (р. Энмываам и р. Юрумкувеем) мог происходить обмен ксерофильными элементами с Чаунской котловиной.

2. Первые или новые находки в бассейне Анадыря арктических видов, расселявшихся в основном через область полярного шельфа (*Koeleria asiatica*, *Carex maritima*, *Salix reptans*, *Draba pilosa*, *D. barbata*, *Potentilla vahliana* s. l., *P. rubricaulis* s. l.), горноарктической расы *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Oxygraphis glacialis*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera* и др. показывают, что со стороны Белой хр. Пекульней в меньшей степени был затронут оледенением (Бискэ, Баранова, 1977) и служил удобной трассой расселения арктических видов на юг; широкое распространение основных и ультраосновных горных пород объясняет сохранение многих арктических реликтов не только в хр. Пекульней, но и на невысоких тундровых плато Усть-Бельских гор; критическим периодом для сохранения здесь этих растений, очевидно, было время «экспансии» тайги, кустарников и стлаников («термический максимум» голоцена).

3. Особенно велика серия находок в горных районах бассейна Анадыря арктоальпийских видов, в целом тяготеющих к территориям с морским или субконтинентальным климатом, с обильным выпадением снега зимой и экологически, как правило, приуроченных к хорошо увлажненным участкам с подтоком обогащенных основаниями почвенных растворов. Таковы амфиберингийские виды — *Puccinellia wrightii*, *Senecio kjellmanii*, *Cardamine microphylla*, из почти циркумполярных видов — *Carex bicolor*, амфиберингийские географические популяции *Kobresia sibirica* и *Potentilla biflora*, растения притихоокеанской окраины Северной Азии — *Scirpus maximoviczii*, *Cardamine victoris*; виды, эндемичные для горных территорий к востоку от Колымы, — *Trollius chartosepalus*, *T. membranostylis*, азиатский альпигенный вид *Pedicularis tristis*, из ксеротермных растений сухих щебнистых тундр на основных или карбонатных породах — *Oxytro-*

pis semiglobosa; из характерных компонентов берингийских и охотских кустарничковых ацидофитных горных тундр — *Rhododendron camtschaticum*, *Phyllodoce coerulea* (гемихионофит) и др. Даже в криоксеротические фазы позднего плейстоцена хребты, составляющие горное обрамление Нижне-Анадырской низменности, экранировали осадки воздушных течений, поступавших со стороны Берингова моря и Тихого океана, о чем свидетельствует более интенсивное оледенение берингийских склонов этих хребтов. Можно думать, что перечисленные виды находили для себя благоприятные условия вдоль окраины ледников даже в криоксеротические эпохи; их позиции усиливались в холодно-гумидные фазы ледниковых циклов, особенно в случае синхронного оледенения и трансгрессии моря, а также в периоды интенсивного таяния ледников в начале межледниковий. Наиболее вероятно, что проникновение части перечисленных выше видов в соседние горные районы бассейна Чаунской губы имело место со стороны бассейна Анадыря именно в эти периоды.

4. Большой интерес представляет произрастание на приречных галечниках бельского макросклона хр. Пекульней *Astragalus polaris* (*A. atlasovii*) и *A. alpinus* ssp. *alaskanus*, общих с Западной Аляской, но неизвестных с Чукотского п-ова. Особенности современного ареала *A. polaris* (см. выше) можно объяснить, предположив, что он населял приморские галечники южного берега Берингийского моста суши и пойменные галечники впадавших сюда же рек (в том числе Анадыря — Hopkins, 1972). Для гипоарктической расы *A. alpinus* ssp. *alaskanus* вероятно широкое распространение по приречным галечникам в одну из более древних фаз осушения Берингийского шельфа, когда Анадырь и Юкон соединялись, образуя единый речной бассейн. Напротив, проникновение в среднюю часть бассейна Анадыря *Carex lyngbyei* — показатель переживаемой и по сию пору фазы затопления морем древней анадырской долины, кульминация которой имела место в среднем голоцене.

5. Выяснено более широкое распространение в бассейне Анадыря, включая левобережные хребты, дальневосточных и восточносибирских бореальных и гипоарктических видов — *Aruncus kamtschaticus*, *Sorbus anadyrensis*, *Rhododendron aureum*, *Mertensia kamczatica*, *Leontopodium kurilense*, *Saussurea oxyodonta*, как правило, не проникающих в северные округа Чукотской провинции, также *S. nuda* и общих с востоком Чукотского п-ова бореальных видов — *Cystopteris montana*, *Equisetum sylvaticum*, *Myriophyllum spicatum*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea* s. l.

6. В хр. Пекульней выявлены две горные конкретные флоры (Бычья и Сев. Пекульнейвеем), насчитывающие по данным кратковременного обследования 370—около 380 видов (реальное видовое богатство каждой из них несомненно значительно выше 400 видов сосудистых растений). Эта согласуется с нашим прежним заключением об очень высоком богатстве флоры Южной Чукотки (Юрцев и др., 1978) как следствии ее повышенной гетерогенности, сложной природной истории в четвертичное время, ее положения на перекрестке миграционных путей, разнообразия природных условий. Горный рельеф, наличие гольцового (горнотундрового) пояса выше пояса крупных стлаников, а также широкое распространение магматических пород основного состава несколько маскируют зональное лицо местных гипоарктических флор, придают им арктоальпийский характер. С этой точки зрения особый интерес представляет рекогносцировочно изученная нами чисто равнинная конкретная флора района устья Анадыря, в которой пока зарегистрировано лишь 137 видов сосудистых растений, что сопоставимо по бедности (даже с учетом неполноты изученности) с некоторыми флорами полярного побережья Чукотки и с самыми бедными тундровыми конкретными флорами Ямала (по данным О. В. Ребристой). Таким образом, сложная природная четвертичная история края, достаточно полно записанная в составе богатых горных флор, на соседних равнинах оказалась в значительной мере стертой в результате мощной голоценовой экспансии бореальных, гипоарктических и подгольцового комплексов.

По соотношению разных широтных географических групп флора устья Анадыря, принадлежащая северному варианту подзоны стлаников, выглядит значительно более южной, нежели горные флоры Отрожного и СЗ Рарыткина, относящиеся к основному варианту подзоны крупных стлаников. Так, «арктическая фракция» флоры (совокупность арктических и арктоальпийских видов) составляет 26.5% от общего видового разнообразия флоры устья Анадыря, 41.5—45.3 — во флорах Отрожного и СЗ Рарыткина, 50.1 — во флоре Сев. Пекульнейвеема (сходной по зональному положению с флорой устья Анадыря), 54.7 — во флоре Бычьей, но лишь 48.3 — в сводной флоре северного и южного побережий Анадырского лимана близ пос. Шахтерского[1] и 51.4 — во флоре пос. Беринговского (все три флоры относятся к подзоне южных гипоарктических тундр, но первая из них — горная, вторая — горно-равнинная, как и флора пос. Беринговского у северо-восточной оконечности Корякского нагорья и побережья). В целом же «арктическая фракция» составляет 48.4% флоры Нижне-Анадырского округа (почти то же, что и во флоре окрестностей пос. Шахтерского) и 50% флоры Северо-Восточно-Корякского округа (Юрцев, 1977, 1978). Сравнение приведенных выше показателей с данными О. В. Ребристой (1977) об «удельном весе» «арктической фракции» в конкретных флорах разных подзон востока Большеземельской тундры показывает, что все горные и горно-равнинные флоры подзон стлаников (оба варианта) и южных гипоарктических тундр бассейна Анадыря соответствуют по названному показателю полосе перехода от северной части южных гипоарктических тундр к северным гипоарктическим тундрам, тогда как равнинная флора устья Анадыря — южному варианту южных гипоарктических тундр (пограничному с лесотундрой). «Аномальность» равнинной флоры устья Анадыря проявляется не во всех широтных группах видов; особенно ощутимо она сказывается в понижении доли арктических и большинства подгрупп арктоальпийских видов (совсем выпадает подгруппа арктоальпийцев, не проникших на о. Врангеля, но обычных на высокогорьях Южной Сибири) и в повышении доли арктобореальных видов, не заходящих на о. Врангеля, отчасти также бореальных (и бореально-монтанных) видов и гипоарктических, заходящих на о. Врангеля. Высокая роль «арктической фракции» в горных флорах бассейна Анадыря объясняется резким повышением доли арктоальпийских видов, распределение же сравнительно малочисленных арктических (особенно — низкоарктических) видов в горных конкретных флорах наиболее точно отображает их подзональное положение.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., С. Ф. Бискэ. 1964. Северо-Восток СССР.

Бискэ С. Ф., Ю. П. Баранова. 1977. Обзор истории формирования рельефа Крайнего Северо-Востока Азии в четвертичном периоде. Studia geol. polon., 52.

Кожевников Ю. П. 1976. Флористические находки на Чукотке. Нов. сист. высш. раст., 13.

Петровский В. В., Т. М. Королева. 1975. Флористические находки на Западной Чукотке. Бот. ж., 60, 11.

Полежаев А. Н., А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко. 1976. К флоре Беринговского района Магаданской области. Бот. ж., 61, 8.

Ребристан О. В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры.

Тихомиров Б. А. 1957. К характеристике флоры и растительности термальных источников юго-востока Чукотки. Бот. ж., 42, 10. — 1959. Распространение папоротников в Советской Арктике. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 19.

Харкевич С. С., Т. Г. Буч. 1976. Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8.

Харкевич С. С., Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников. 1977. Флора и растительность острова Верхотурова в Беринговом море. Бот. ж., 62, 6.

Хохряков А. П. 1976. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилежащей части Охотни в пределах Магаданской области. Бот. ж., 61, 11. — 1978.

[1] Сводный список составлен в 1974 г. с учетом сборов Ю. П. Кожевникова.

Дополнения и изменения к флоре южной части Магаданской области. Бот. ж., 63, 3.
Юзепчук С. В. 1929. К систематике рода *Dryas* L. Изв. Главн. бот. сада АН СССР, XXVIII, 3—4.
Юрцев Б. А. 1973. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — 1977. Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Бот. ж., 62, 6. — 1978. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. Комаровские чтения, 26, Владивосток.
Юрцев Б. А., С. А. Баландин, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, В. Ю. Разживин, А. К. Сытин. 1978. Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 гг.). Бот. ж., 63, 5.
Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. 1973. Флористические находки в Чукотской тундре, 1. Нов. сист. высш. раст., 10.
Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, Т. М. Королева, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. 1975. Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12.
Hopkins D. M. 1972. The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic time. Inter-Nord, 12.
Hultén E. 1968. Flora of Alaska and neighbouring territories.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1978.

SUMMARY

New localities of 64 species and subspecies of vascular plants within the drainage area of the lower and middle reaches of the Anadyr river are listed and ecologically and phytogeographically commented on. They all have been found in the coures of the Polar Expedition of the Komarov Botanical Institute during June—September, 1977. 5 concrete (local) floras have been studied. Among the finds, there are: a new hybridous taxon (*Cardamine victoris* × *microphylla*), one subspecies new for Eurasia (*Astragalus alpinus* ssp. *alaskanus* Hult.), 19 species new for the Anadyr drainage area. Due to the decreased portion of arctic and arctic-alpine species (26.5% versus 41.5—45.3%), a purely plain flora of the Anadyr mouth area (the northern variant of the subzone of large stlaniks) has a more southern aspect than the examined local mountaine floras pertaining to the middle variant of the subzone.

УДК 581.9 (571.15)

А. В. Галанин, Н. И. Золотухин, Л. В. Марина

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ХРЕБТА КУРКУРЕ (ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

A. V. GALANIN, N. I. ZOLOTUCHIN, L. V. MARINA.
THE SYNOPSIS OF THE FLORA OF THE MOUNTAIN RANGE KURKURE (EASTERN ALTAI)

На основании двухлетних полевых работ составлен конспект флоры хребта Куркуре, расположенного в центральной части Алтайского заповедника. В конспекте приводятся 472 вида и подвида высших сосудистых растений, относящихся к 207 родам и 66 семействам. В пределах Горного Алтая это первая детально изученная конкретная флора. Ранее на хребте Куркуре за исключением небольшого участка в лесном поясе ботанические исследования не проводились.

В 1976 и 1977 гг. в районе хребта Куркуре проводились детальные флористические исследования в плане общей программы, изложенной нами ранее (Галанин и др., 1977). Сетью пешеходных маршрутов была охвачена территория в 1000 км^2 при суммарной длине маршрутов 1100 км. Собрано 1750 листов гербария и составлено 575 геоботанических описаний. Кроме авторов, в полевых работах участвовали студенты Омского педагогического института Н. В. Фризен и Л. М. Кузнецова. Гербарий и описания хранятся в Алтайском заповеднике, дублеты (400 листов) переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова. Авторы признательны Н. Н. Цвелеву, Т. В. Егоровой, Б. А. Юрцеву и А. Е. Боброву за просмотр части гербария по критическим видам.

Хребет Куркуре с высотами до 3111 м над ур. м. имеет типичный альпийский рельеф, особенно в своей центральной части. В верхнем плейстоцене (Ефимцев, 1961) район был покрыт полупокровным ледником. Лишь отдельные вершины и гребни были свободны ото льда и могли служить местообитаниями для части альпийских и арктоальпийских видов, следы оледенения хорошо сохранились в виде висячих каров, сглаженных скал, стадиальных морен, троговых долин и встречаются вплоть до высоты 2600 м над ур. м.

В связи с отсутствием в литературе данных по району дать полную характеристику климата хребта Куркуре невозможно. В июле 1977 г. Л. В. Марина в субальпийском поясе провела измерения температуры, которые показали, что среднемесячная температура июля составляет 11.1° С, средняя минимальная температура — 5.6°, абсолютная минимальная — 2.6, средняя максимальная — 18.0 и абсолютная максимальная — 24.5° С. Осадков за год выпадает в субальпийском поясе около 1000 мм.

Основная часть массива Куркуре располагается выше верхней границы леса, проходящей на высоте 1800—2000 м над ур. м. Лесообразующими породами являются лиственница сибирская, кедр сибирский, реже — ель сибирская. Субальпийский пояс простирается до высоты 2200 (2300) м над ур. м. Растительность здесь представлена лиственничными и кедрово-лиственничными редколесьями, субальпийскими лугами, ерниками из березки круглолистной, пойменными ивняками, скальной растительностью и болотами. Альпийский пояс занимает высоты до 2700 (2800) м над ур. м. Здесь наиболее широко распространены альпийские луга, мохово-лишай-

никовые ерники, шикшиевые и дриадовые тундры. Значительные площади заняты скалами, осыпями и россыпями. Выше 2700 (2800) м над ур. м. даже на выположенных участках с достаточным количеством мелкозема растительность имеет куртинный облик. Здесь имеются многолетние снежники, а в одном из каров в северо-восточной части хребта нами зарегистрирован небольшой ледник. Этот пояс выделяется нами как субнивальный. Преобладающими здесь являются виды с подушковидной и розеточной формами роста. Нами установлено, что на хребте Куркуре выше 2950 м над ур. м. цветковые растения отсутствуют.

При обработке материала были использованы следующие основные флористические сводки: «Флора Западной Сибири» (Крылов, 1927—1964), «Флора СССР» (1934—1964), «Растения Центральной Азии» (1963—1977), «Арктическая флора СССР» (1960—1975), региональные флоры и определители: Л. М. Черепнина (1957—1967), Л. И. Малышева (1965, 1968), И. Ю. Коропачинского (1975), И. М. Красноборова (1976) и монографические обработки по отдельным таксонам (Егорова, 1966; Скворцов, 1968; Оразова, 1975; Цвелев, 1976; Еленевский, 1978) и некоторые другие работы. Латинские названия растений проверены по сводке С. К. Черепанова (1973).

С целью сокращения объема конспекта приняты следующие условные обозначения высотных поясов: лесной пояс — Л, нижняя часть лесного пояса — НЛ, верхняя часть лесного пояса — ВЛ, субальпийский пояс — С, нижняя часть субальпийского пояса — НС, верхняя часть субальпийского пояса — ВС, альпийский пояс — А, нижняя часть альпийского пояса — НА, верхняя часть альпийского пояса — ВА и субнивальный пояс — М. В повидовых аннотациях, кроме распределения по высотным поясам, приводятся визуальные оценки встречаемости видов по пятибалльной шкале отдельно для каждого пояса.

Градации шкалы определялись следующим образом:

очень редко — вид встречен в одном-трех местах;

редко — вид встречен в нескольких местах, но не более десяти;

не редко — вид встречается в небольшом числе типов местообитаний, не имеющих широкого распространения в ландшафте (до 10% территории);

не часто — вид встречается регулярно в подходящих для него местообитаниях, но эти местообитания занимают в ландшафте не более 30% территории;

часто — вид обычен в районе исследования, встречается во многих местообитаниях, которые в пространственном отношении выражены более чем на 30% всей территории.

В том случае, если оценка встречаемости вида в конспекте дана после перечисления нескольких поясов, она относится к каждому из них и равна в этих поясах. Более детальную экологическую характеристику видов флоры хребта Куркуре мы предполагаем опубликовать в следующей работе.

1. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. Л, С, НА — не редко.

2. *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz. ВЛ, С, НА — очень редко.

3. *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata. НЛ — очень редко.

4. *Woodsia glabella* R. Br. НА — очень редко.

5. *W. ilvensis* (L.) R. Br. Растения с высокогорий уклоняются к *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray. Л, С, НА — не часто.

6. *Cystopteris dickieana* R. Sim. С, НА — очень редко.

7. *C. fragilis* (L.) Bernh. Л, С, НА — не часто.

8. *Dryopteris carthusianum* (Vill.) H. P. Fuchs. Л — очень редко.

9. *D. fragrans* (L.) Schott. ВЛ, С, НА — очень редко.

10. *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. Л, С — не редко.

11. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl. НА — очень редко.

12. *Polypodium vulgare* L. НЛ — не редко, ВЛ — очень редко.

13. *Equisetum arvense* L. Л, С — не часто.

14. *E. fluviatile* L. ВЛ, С — редко.

15. *E. hyemale* L. С — очень редко.
16. *E. palustre* L. Л, С — не часто.
17. *E. pratense* Ehrh. Л — часто, С — очень редко.
18. *E. sylvaticum* L. Л — часто.
19. *E. variegatum* Schleich. Л, С — редко.
20. *Lycopodium annotinum* L. ssp. *pungens* (Desv.) Hult. С — не редко.
21. *L. clavatum* L. ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Selander. С — очень редко.
22. *Diphazium alpinum* (L.) Rothm. С, А — часто.
23. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. var. *laxum* Desv. С, А — не часто.
24. *Isoëtes lacustris* L. ВЛ — очень редко.
25. *I. setacea* Lam. ВЛ — очень редко.
26. *Abies sibirica* Ledeb. Л — очень редко, С — редко.
27. *Picea obovata* Ledeb. Л — не часто, С — редко.
28. *Larix sibirica* Ledeb. Л, С — часто, А — редко.
29. *Pinus sibirica* Du Tour. Л, С — часто, А — редко.
30. *Juniperus pseudosabina* Fisch. et Mey. С, НА — не часто.
31. *J. sibirica* Burgsd. Л, С, НА — часто.
32. *Sparganium minimum* Fries var. *oligocarpon* Asch. et Gr. ВЛ, С — очень редко.
33. *Potamogeton gramineus* L. var. *graminifolius* Fries. ВЛ — очень редко.
34. *P. perfoliatus* L. ВЛ — очень редко.
35. *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. НА — очень редко.
36. *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski s. l. НЛ — очень редко. Нами вид не собран. Приводится по литературным данным (Хомутова и др., 1938).
37. *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski ssp. *altaicum* (Tzvel.) Holub. С, НА — не редко.
38. *H. hookeri* (Scribn.) Henr. ssp. *hookeri*. С, НА — редко.
39. *H. pubescens* (Huds.) Pilg. Л, С — не редко.
40. *Trisetum altaicum* Roshev. ВЛ, С, А — часто.
41. *T. sibiricum* Rupr. Л, С — не часто.
42. *T. spicatum* (L.) K. Richt. ssp. *spicatum*. А — не редко, М — редко.
43. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. ssp. *caespitosa*. Л, С, НА — не часто.
44. *D. caespitosa* ssp. *koelerioides* (Regel) Tzvel. С — редко, А — не редко.
45. *Calamagrostis lapponica* (Wahl.) Hartm. С, НА — не редко.
46. *C. obtusata* Trin. Л, С — часто.
47. *C. pavlovii* Roshev. Л, С — не редко.
48. *C. purpurea* (Trin.) Trin. ssp. *langsdorffii* (Link) Tzvel. Л, С — не часто.
49. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. А — часто, М — редко.
50. *H. glabra* Trin. ssp. *sibirica* (Tzvel.) Tzvel. ВЛ — очень редко.
51. *H. odorata* (L.) Beauv. ssp. *odorata*. С — очень редко.
52. *Anthoxanthum odoratum* L. ssp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. Jones et Meld. Л, С, НА — часто.
53. *Phleum alpinum* L. С, НА — редко.
54. *Alopecurus aequalis* Sobol. var. *aristulatus* (Michx.) Tzvel. С, НА — очень редко.
55. *A. pratensis* L. Л, С — редко.
56. *Festuca altaica* Trin. С, НА — не редко.
57. *F. ovina* L. ssp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel. С, А, М — не часто.
58. *F. rubra* L. ssp. *rubra*. С — очень редко.
59. *F. rubra* ssp. *arctica* (Hack.) Govor. Л — очень редко.
60. *F. tristis* Kryl. et Ivanitzk. НА — очень редко.
61. *F. tschujensis* Reverd. НА — очень редко.
62. *F. valesiaca* Gaud. s. l. С — очень редко.
63. *Poa alpina* L. А — не редко.

64. *P. altaica* Trin. (*P. tristis* Trin.). А, М — не редко.
65. *P. glauca* Vahl s. l. НА — очень редко.
66. *P. krylovii* Reverd. ВЛ, С — редко.
67. *P. palustris* L. С — очень редко.
68. *P. pratensis* L. ssp. *pratensis*. Л, С — очень редко.
69. *P. pratensis* ssp. *alpigena* (Blytt) Hiit. А — очень редко.
70. *P. sibirica* Roshev. ssp. *sibirica*. Л, С — часто.
71. *P. sibirica* ssp. *uralensis* Tzvel. ВЛ, С — не редко.
72. *P. smirnowii* Roshev. ssp. *smirnowii*. Наряду с типичной разновидностью встречается var. *vivipara* Malysch. С — не редко, А, М — не часто.
73. *P. tianschantca* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch. С — очень редко.
74. *P. urssulensis* Trin. С — не редко, А — редко.
75. *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. ВА — не часто.
76. *Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb. С, НА — редко.
77. *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey. ВЛ, С, А — не редко.
78. *E. humile* Turcz. ex Steud. С — редко, А — не часто.
79. *E. polystachyon* L. Л, С, НА — не часто.
80. *E. scheuchzeri* Hoppe. С, А — не редко.
81. *Baeothryon alpinum* (L.) Egor. ВЛ, С — редко.
82. *B. caespitosum* (L.) Dietr. ВЛ, С — редко.
83. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. А — не часто.
84. *K. simpliciuscula* (Wahl.) Mack. С — редко.
85. *Carex adelostoma* V. Krecz. С — очень редко.
86. *C. aterrima* Hoppe. Наряду с типичными встречаются образцы, являющиеся, вероятно, гибридами *C. aterrima* и *C. melanocephala*. ВЛ, С, А — не часто.
87. *C. atrofusca* Schkuhr. С, НА — не редко.
88. *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub. ВЛ, С, НА — часто.
89. *C. brunescens* (Pers.) Poir. С — очень редко.
90. *C. caespitosa* L. С, НА — очень редко.
91. *C. capillaris* L. НЛ — очень редко.
92. *C. cinerea* Poll. Л, С, НЛ — часто.
93. *C. curaica* Kunth. ВЛ, С — очень редко.
94. *C. dichroa* Freyn ssp. *dichroa*. С, НА — не редко.
95. *Carex dioica* L. Л, С — очень редко.
96. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth. С, НА — не редко.
97. *C. globularis* L. Л — не редко.
98. *C. iljinii* V. Krecz. ВЛ, С — не редко.
99. *C. juncella* (Fries) Th. Fries (*C. wiluica* Meinsh.). С — очень редко.
100. *C. kirilowii* Turcz. Л, С — редко.
101. *C. laxa* Wahl. ВЛ — очень редко.
102. *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev. С, А — не часто.
103. *C. loliacea* L. Л, С — очень редко.
104. *C. magellanica* Zam. ssp. *irrigua* (Wahl.) Hiit. Л, С — не редко.
105. *C. media* R. Br. Л, С — не часто.
106. *C. melanantha* C. A. Mey. НА — очень редко.
107. *C. melanocephala* Turcz. ВЛ, С, НА — не часто.
108. *C. mollissima* Christ. ВЛ, С — очень редко.
109. *C. nigra* (L.) Reichard. С — очень редко.
110. *C. norvegica* Retz. Л, С — редко.
111. *C. obtusata* Liljebl. Л, С — очень редко.
112. *C. orbicularis* Boot. С, НА — не редко.
113. *C. parallela* (Laest.) Sommerf. ssp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. Л, С — не часто.
114. *C. pauciflora* Lightf. ВЛ — очень редко.
115. *C. praecox* Schreb. НЛ — очень редко. Нами не собирался. Приводится по указанию М. С. Хомутовой и др. (1938).
116. *C. rhynchophysa* C. A. Mey. ВЛ, С — не редко.
117. *C. rostrata* Stokes. С — редко.

118. *C. rupestris* All. ВС, А — редко.
119. *C. sedakovii* C. A. Mey. Л, С — редко.
120. *C. stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz. ВЛ, С, А — часто.
121. *C. tenuiflora* Wahl. ВЛ, С — очень редко.
122. *Carex tripartita* All. ВЛ, С, А — не часто.
123. *C. umbrosa* Host ssp. *sabynensis* (Less. ex Kunth) Kük. Л, С, НА — часто.
124. *C. vesicaria* L. ВЛ, С — очень редко.
125. *Juncus filiformis* L. Л, С — редко.
126. *J. triceps* Rostk. ВЛ, С, НА — не редко.
127. *J. triglumis* L. ВЛ, С, НА — не редко.
128. *Luzula confusa* Lindb. ВА, М — не редко.
129. *L. nivalis* (Laest.) Spreng. А — редко.
130. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. Л, С — не часто.
131. *L. sibirica* V. Krecz. Л — не редко, С, А — часто.
132. *L. spicata* DC. А — не часто.
133. *Zigadenus sibiricus* (L.) A. Gray. НЛ — очень редко.
134. *Veratrum lobelianum* Bernh. Л, С — не часто.
135. *V. nigrum* L. С — очень редко.
136. *Allium amphibolum* Ledeb. var. *bidentatum* Kryl. С — редко.
137. *A. nutans* L. Л, НС — очень редко.
138. *A. sibiricum* L. Л — не редко, С, НА — часто.
139. *A. strictum* Schrad. С — очень редко.
140. *A. tytthocephalum* Schult. et Schult. f. С, НА — не редко.
141. *Lilium martagon* L. ssp. *sooianum* Priszter. Л — не редко, С — редко.
142. *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. Л, С — не редко.
143. *Lloydia serotina* (L.) Reichb. А — не часто.
144. *Iris bloudovii* Ledeb. Л, С — редко.
145. *I. ruthenica* Ker-Gawl. Л, С — не редко.
146. *Cypripedium guttatum* Sw. НЛ — очень редко.
147. *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó. С — очень редко.
148. *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. С, НА — редко.
149. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Л, С — не редко.
150. *Salix berberifolia* Pall. А — не часто.
151. *S. caesia* Vill. Л, С — очень редко.
152. *S. divaricata* Pall. С — очень редко.
153. *S. hastata* L. Л, С, НА — не часто.
154. *S. glauca* L. ВЛ, С, НА — часто.
155. *S. jenisseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder. Л, С — не редко.
156. *S. krylovii* E. Wolf. ВЛ, С, НА — часто.
157. *S. lapponum* L. ВЛ, С — очень редко.
158. *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv. С, А — не часто.
159. *S. rhamnifolia* Pall. С, А — очень редко.
160. *S. rosmarinifolia* L. Л — не редко, С — очень редко.
161. *S. sajanensis* Nas. ВЛ, С, НА — не часто.
162. *S. saposhnikovii* A. Skvorts. var. *erecta* Anderss. Л, С, НА — не часто.
163. *S. turczaninowii* Laksch. А, М — не часто.
164. *S. vestita* Pursch. С, НА — не редко.
165. *Populus tremula* L. ВЛ, НС — очень редко.
166. *Betula humilis* Schrank. Л — не часто, С — очень редко.
167. *B. pendula* Roth. Л — очень редко.
168. *B. rotundifolia* Spach. ВЛ, С, А — часто.
169. *B. tortuosa* Ledeb. С — очень редко.
170. *Alnus fruticosa* Rupr. Л — не редко, С — редко.
171. *Urtica dioica* L. ВЛ, С — редко.
172. *Thesium repens* Ledeb. ВЛ, С — не редко.
173. *Koenigia islandica* L. А — очень редко.
174. *Rheum altaicum* Losinsk. Л, С, НА — не редко.
175. *Rumex acetosa* L. var. *arifolius* (All.) Neilr. ВЛ, С, НА — не часто.

176. *R. aquaticus* L. ssp. *aquaticus*. ВЛ, С — очень редко.
177. *Oxyria digyna* (L.) Hill. А — не редко.
178. *Polygonum alpinum* All. Л, С — не редко.
179. *P. bistorta* L. Наряду с типичной разновидностью в альпийском поясе на щебнистых участках встречается var. *nitens* Fisch. et Mey. Л, С, А — часто.
180. *P. viviparum* L. Л — не редко, С, А — часто.
181. *Claytonia joanneana* Roem. et Schult. А — не редко.
182. *Pseudostellaria rupestris* (Turcz.) Pax. С, НА — не редко.
183. *Stellaria bungeana* Fenzl. НЛ — очень редко.
184. *S. palustris* Retz. var. *virens* C. F. W. Meyer. Л — не редко, С — очень редко.
185. *S. peduncularis* Bunge. ВС, А, М — не часто.
186. *S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. А — не редко, С — редко.
187. *Cerastium cerastoides* (L.) Britt. Наши сборы относятся к var. *elegans* (Fisch.) Schischk. и var. *parviflorum* Fenzl. ВС, А — не часто.
188. *C. lithospermifolium* Fisch. А — не редко.
189. *C. pauciflorum* Stev. Л, С — не часто.
190. *C. pusillum* Ser. А, М — не редко.
191. *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn. А — редко.
192. *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. А — не часто.
193. *M. verna* (L.) Hiern. var. *alpestris* Fenzl. А — не часто.
194. *Moehringia umbrosa* (Bunge) Fenzl. Л — очень редко.
195. *Silene chamarensis* Turcz. С, А — не часто.
196. *S. graminifolia* Otth. Л, С, А — редко.
197. *S. repens* Patr. С — очень редко.
198. *S. turgida* Bieb. ex Bunge. С — очень редко.
199. *S. vulgaris* (Moench) Garcke. С — очень редко.
200. *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl. А, М — не редко.
201. *M. triste* (Bunge) Fenzl. С, НА — не редко.
202. *Gypsophila altissima* L. С — очень редко.
203. *G. sericea* (Ser.) Kryl. Л, С — не редко.
204. *Dianthus superbus* L. var. *rubicundus* Ser. Л, С — не редко.
205. *D. versicolor* Fisch. ex Link var. *alpinus* Kryl. С — очень редко.
206. *Paeonia anomala* L. Л, С — редко.
207. *Caltha palustris* L. Л, С, НА — не часто.
208. *Trollius asiaticus* L. Л, С, А — часто.
209. *T. lilacinus* Bunge. А, М — редко.
210. *Callianthemum angustifolium* Witasek. А — не часто.
211. *Paraquilegia microphylla* (Roylle) Drumm. et Huth. А, М — редко.
212. *Cimicifuga foetida* L. Л, С — не редко.
213. *Aquilegia borodinii* Schischk. С, НА — не редко.
214. *A. brevicalcarata* Kolokoln. ex Serg. Мелкий вид, являющийся, возможно, разновидностью *A. glandulosa*. А — редко.
215. *A. glandulosa* Fisch. ex Link. С, А — часто.
216. *A. sibirica* Lam. Л — не редко, С — редко.
217. *Delphinium elatum* L. Кроме типичной разновидности, в субальпийском поясе встречается var. *alpinum* (Waldst. et Kit.) Kryl. Л, С, НА — не редко.
218. *Aconitum anthoroideum* DC. С — очень редко.
219. *A. barbatum* Pers. Л, С — очень редко.
220. *A. decipiens* Worosch. et Anfalov (*A. curvirostre* (Kryl.) Serg.) ВС, А — не редко.
221. *A. leucostomum* Worosch. Л, С — не часто.
222. *A. napellus* L. s. l. Л, С, НА — не часто.
223. *A. volubile* Pall. ex Koelle. var. *villosum* (Reichb.) Regel. Л — не редко, С — редко.
224. *Anemone narcissiflora* L. var. *crinita* (Juz.) Tamura. С, НА — редко.
225. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. ssp. *asiatica* Kryl. et Serg. var. *altaica* Kryl. et Serg. С — очень редко.

226. *Atragene sibirica* L. Л, С, НА — не редко.
227. *Batrachium divaricatum* (Schrank) Wimm. ВЛ — очень редко.
228. *Ranunculus altaicus* Laxm. А — не часто.
229. *R. grandifolius* C. A. Mey. Л, С, НА — не редко.
230. *R. natans* C. A. Mey. С — редко.
231. *Thalictrum alpinum* L. С, НА — не редко.
232. *Th. foetidum* L. var. *glandulosum* Kryl. Л, С — не редко, НА — редко.
233. *Th. minus* L. var. *nanum* Lecoy. Л, С — не редко.
234. *Th. petaloideum* L. С — очень редко.
235. *Berberis sibirica* Pall. Л, С, НА — не редко.
236. *Chelidonium majus* L. С — очень редко.
237. *Papaver canescens* Tolm. s. l. А, М — не редко.
238. *Corydalis capnoides* (L.) Pers. Л — очень редко.
239. *C. pauciflora* (Steph.) Pers. А — редко.
240. *Eutrema edwardsii* R. Br. С — очень редко.
241. *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichb. Л, С — не редко.
242. *Cardamine bellidifolia* L. А, М — не часто.
243. *C. macrophylla* Willd. Л, С — не редко.
244. *Draba dasycarpa* C. A. Mey. С, НА — не редко.
245. *D. fladnizensis* Wulf. А, М — не часто.
246. *D. lanceolata* Royle var. *brachycarpa* O. E. Schulz. ВЛ, С, НА — не редко.
247. *D. oreades* Schrenk. А — очень редко.
248. *D. sibirica* (Pall.) Thell. Л — не редко, С, НА — редко.
249. *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br. А — не редко.
250. *Chorispora bungeana* Fisch. et Mey. А — редко.
251. *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et Mey. С, НА — не редко.
252. *Rh. coccinea* (Royle) Boriss. Наши растения уклоняются к *Rh. quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey. А, М — не часто.
253. *Rh. pinnatifida* Boriss. ssp. *subpinnata* Krasnob. А — очень редко.
254. *Rh. rosea* L. ВЛ, С, А — не часто.
255. *Sedum ewersii* Ledeb. Л, С — не редко.
256. *Sedum hybridum* L. Л, С — редко.
257. *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. С — редко.
258. *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. Л, С, А — часто.
259. *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. Л — не редко, С, А — не часто.
260. *S. cernua* L. ВС, А — не редко.
261. *S. flagellaris* Sternb. et Willd. ssp. *setigera* (Pursch) Tolm. А, М — очень редко.
262. *S. hirculus* L. ВС, А — не редко.
263. *S. melaleuca* Fisch. et Spreng. ВС, А — часто.
264. *S. oppositifolia* L. А — не редко.
265. *S. sibirica* L. Л, С, А — не часто.
266. *S. terektensis* Bunge. А — не редко.
267. *Chrysosplenium alternifolium* L. Л, С, А — редко.
268. *Parnassia palustris* L. Л, С, НА — не редко.
269. *Ribes altissimum* Turcz. ex Pojark. ВЛ, С — не редко.
270. *R. graveolens* Bunge. С, НА — не редко.
271. *R. nigrum* L. Л, С — не редко.
272. *Spiraea alpina* Pall. Л, С, А — не часто.
273. *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. Л, С, НА — не редко.
274. *S. media* Franz Schmidt. Л, С, НА — не редко.
275. *Cotoneaster melanocarpus* Lodd. Л — не редко, С — очень редко.
276. *C. uniflorus* Bunge. ВЛ, С, НА — не часто.
277. *Rubus arcticus* L. НС — очень редко.
278. *R. chamaemorus* L. ВЛ, С — очень редко.
279. *R. sachalinensis* Levl. Л, С — редко.
280. *R. saxatilis* L. Л — редко.
281. *Fragaria vesca* L. Л — редко.

282. *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. Л, С — не часто.
283. *Comarum palustre* L. Л, С — не редко.
284. *Potentilla chrysantha* Trev. var. *asiatica* Th. Wolf. С — очень редко.
285. *P. desertorum* Bunge. НА — очень редко.
286. *Potentilla* sp. Наши растения, очевидно, относятся к гибридогенному виду *P. elegans* Cham. et Schlecht.×*P. gelida*. А — редко.
287. *P. gelida* C. A. Mey. С, А — не часто.
288. *P. ornithopoda* Tausch. А — очень редко.
289. *P. nivea* L. ВЛ, С, А, М — не редко.
290. *P. sericea* L. С — очень редко.
291. *P. strigosa* Pall. ex Pursch. С — очень редко.
292. *Sibbaldia procumbens* L. ВС, А — часто.
293. *Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz. ВА, М — не редко.
294. *Dryas oxyodontha* Juz. А — не часто.
295. *Alchemilla altaica* Juz. Кроме типичной, встречается f. *cryptocaula* (Juz.) Serg. (*A. cryptocaula* Juz.). ВЛ, С, НА — редко.
296. *A. curvidens* Juz. С — очень редко.
297. *A. omalophylla* Juz. ВС — очень редко.
298. *A. sibirica* Zam. С — очень редко.
299. *A. subcrenata* Bus. С — очень редко.
300. *Sanguisorba alpina* L. С — очень редко.
301. *Rosa acicularis* Lindl. Л — не редко, С — редко.
302. *R. oxyacantha* M. B. ВЛ, С — не редко.
303. *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb. А — не часто.
304. *Trifolium lupinaster* L. Л, С, НА — не редко.
305. *T. eximium* Steph. ex DC. А — не редко.
306. *Caragana arborescens* Lam. Л — редко.
307. *Astragalus alpinus* L. Л, С, НА — не редко.
308. *A. danicus* Retz. С — очень редко.
309. *A. frigidus* (L.) A. Gray. ВЛ, С, НА — не редко.
310. *A. saralensis* Gontsch. НА — очень редко.
311. *Oxytropis alpina* Bunge. ВС, А — часто.
312. *O. altaica* (Pall.) Pers. ВС, А — часто.
313. *O. campanulata* Vass. С — очень редко.
314. *O. strobilacea* Bunge. А — не редко.
315. *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. ВЛ, С, А — не часто.
316. *H. neglectum* Ledeb. Л, С — не редко.
317. *Vicia cracca* L. var. *genuina* (Trautv.) B. Schischk. Л — редко.
318. *Geranium albiflorum* Ledeb. Л, С, НА — часто.
319. *G. pseudosibiricum* J. Mayer. Л, С — не редко.
320. *Polygala hybrida* DC. Л, С — не редко.
321. *Euphorbia discolor* Ledeb. Л, С — не редко.
322. *Callitriche palustris* L. ssp. *caespitosa* (Schultz) Rupr. С — очень редко.
323. *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. С, НА — не часто.
324. *Viola altaica* Ker-Gawl. ВЛ — не редко, С, А — часто.
325. *V. arenaria* DC. Л, С, НА — не редко.
326. *V. biflora* L. Л, С, А — не часто.
327. *V. repens* Turcz. ex Trautv. et Mey. С — очень редко.
328. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Л, С — не часто.
329. *Ch. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange. С, А — не редко.
330. *Epilobium anagallidifolium* Lam. С — редко, А — не редко.
331. *E. palustre* L. Л, С — не редко.
332. *Myriophyllum spicatum* L. Л — очень редко.
333. *Hippuris vulgaris* L. С — очень редко.
334. *Pleurospermum uralense* Hoffm. Л, С — не редко.
335. *Aulacospermum anomalum* Ledeb. Л, С, НА — не редко.
336. *Bupleurum aureum* Fisch. Л, С — не часто.
337. *B. multinerve* DC. Л, НС — не редко.
338. *Aegopodium alpestre* Ledeb. Л, С, НА — не часто.

339. *Libanotis monstrosa* (Willd. ex Spreng.) DC. Наряду с типичной встречается var. *laciniata* (Ledeb.) Kryl. ВЛ, С, А — часто.
340. *Schultzia crinita* (Pall.) Spreng. С, А — часто.
341. *Ligusticum mongholicum* (Turcz.) Kryl. ВЛ, С — очень редко.
342. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. Наряду с типичной разновидностью изредка встречается var. *schischkinii* (Serg.) Malysch. С, А, М — не часто.
343. *Conioselinum tataricum* Hoffm. Л, С — редко.
344. *Archangelica decurrens* Ledeb. Л, С, НА — не редко.
345. *Peucedanum salinum* Pall. ex Spreng. Л, С — не часто.
346. *Heracleum dissectum* Ledeb. Л — не часто, С, НА — не редко.
347. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray. НЛ — очень редко.
348. *Pyrola minor* L. Л, С — редко.
349. *P. rotundifolia* L. В нашем районе произрастает два подвида: ssp. *rotundifolia* и ssp. *incarnata* (DC.) Kryl. Л, С, А — не часто.
350. *Ledum palustre* L. Л — не редко, С — редко.
351. *Rhododendron ledebouri* Pojark. Л, С — редко.
352. *Vaccinium myrtillus* L. Л, С — не часто.
353. *V. vitis-idaea* L. Л, С, А — часто.
354. *V. uliginosum* L. Л — часто, С — не часто.
355. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Л, С — редко.
356. *Primula nivalis* Pall. Наряду с типичной встречается var. *farinosa* Schrenk. С — редко, А — не часто.
357. *P. pallasii* Lehm. ВЛ, С — не редко.
358. *Androsace septentrionalis* L. ВЛ, С — редко.
359. *Cortusa altaica* Losinsk. ВЛ, С, НА — не часто.
360. *Trientalis europaea* L. Л — не редко.
361. *Gentiana amarella* L. С — очень редко.
362. *G. tenella* Rottb. С, НА — не редко.
363. *G. algida* Pall. ВС, А — не часто.
364. *G. barbata* Froel. Встречаются две разновидности: var. *simplex* Bunge и var. *genuina* Kryl.
365. *G. fischeri* P. Smirn. С — не редко.
366. *G. grandiflora* Laxm. Л — не редко, С, А — не часто.
367. *G. macrophylla* Pall. Л — очень редко.
368. *G. uniflora* Georgi. Л, С — редко.
369. *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichb. Л, С — редко.
370. *Swertia obtusa* Ledeb. ВЛ — не редко, С, НА — часто.
371. *Menyanthes trifoliata* L. Л, С — редко.
372. *Polemonium coeruleum* L. Л, С — не редко.
373. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge. С, А — не редко.
374. *Pulmonaria mollissima* A. Kerner. Л — редко.
375. *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. А — не редко.
376. *M. nemorosa* Bess. Л, С — не редко.
377. *M. suaveolens* Waldst. et Kit. Л, С — не часто.
378. *Dracocephalum grandiflorum* L. ВЛ — не редко, С, А — часто.
379. *D. imberbe* Bunge. А — не редко.
380. *D. nutans* L. В лесном поясе встречается типичная разновидность, в альпийском — var. *alpina* Kar. et Kir. ВЛ, НА — редко.
381. *D. ruyschiana* L. Л — редко, С — очень редко.
382. *Lamium album* L. ВЛ, С — не редко.
383. *Thymus altaicus* Klok. et Schost. Л, С, НА — не часто.
384. *Th. schischkinii* Serg. С, А — не редко.
385. *Scrophularia altaica* Murr. Л, С — редко.
386. *Veronica densiflora* Ledeb. ВС, А — не редко.
387. *V. krylovii* Schischk. Л, С — очень редко.
388. *V. longifolia* L. Л — не редко, С — редко.
389. *V. spicata* L. ssp. *porphyriana* (Pavl.) A. Jelen. С — редко.
390. *Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk. А — не часто.
391. *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli. С — очень редко.
392. *E. hirtella* Jord. Л — очень редко.

393. *E. krylovii* Serg. С — очень редко.
394. *Euphrasia regelii* Wettst. С, НА — не редко.
395. *Pedicularis amoena* Adam ex Stev. ВС, А — не редко.
396. *P. brachystachys* Bunge. С, НА — не редко.
397. *P. compacta* Steph. С, А — не часто.
398. *P. elata* Willd. Л, С — редко.
399. *P. incarnata* L. Л, С — редко.
400. *P. oederi* Vahl. А — не часто.
401. *P. tristis* L. С, НА — не редко.
402. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. ВЛ — очень редко.
403. *Galium boreale* L. Л, С, НА — не редко.
404. *G. ruprechtii* Pobed. С — очень редко.
405. *G. saurense* Litv. НА — редко.
406. *G. uliginosum* L. Л, НС — не часто.
407. *Linnaea borealis* L. Л — часто, С — не редко.
408. *Lonicera altaica* Pall. ex DC. Л, С, НА — часто.
409. *L. hispida* Pall. ex Roem. et Schult. НА — не редко.
410. *L. pallasii* Ledeb. Л, С — редко.
411. *Adoxa moschatellina* L. С — очень редко.
412. *Patrinia sibirica* (L.) Juss. ВС, А — не часто.
413. *Valeriana dubia* Bunge. Нами вид не собран, приводится по литературным данным (Хомутова и др., 1938).
414. *V. paucijuga* Sumn. С — очень редко.
415. *V. proximata* Sumn. С — очень редко.
416. *V. turczaninovii* Grub. С — очень редко.
417. *Campanula glomerata* L. Л, С, НА — не редко.
418. *C. rotundifolia* L. var. *linifolia* Wahl. Л, С, НА — не часто.
419. *Solidago virgaurea* L. var. *alpestris* Kryl. Л, С, НА — не часто.
420. *Aster flaccidus* Bunge. А — не редко.
421. *A. serpentimontanus* Tamamsch. Мелкий вид из группы *A. alpinus* L. s. l. Изредка встречается форма с очень короткими лепестками, описанная как *A. tolmatschevii* Tamamsch., и образцы, переходные к *A. flaccidus*, описанные как гибридный вид *A.×fallax* Tamamsch. Л — редко, С, НА — не редко.
422. *Erigeron altaicus* M. Pop. Наши образцы уклоняются к *E. leioreades* M. Pop. С, НА — редко.
423. *E. elongatus* Ledeb. Л, С — редко.
424. *E. eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. А — не редко.
425. *E. petiolaris* Vierh. С, НА — не редко.
426. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. Л — редко, С, НА — не редко.
426а. *Leontopodium ochroleucum* Beauverd var. *ochroleucum*. А — редко.
426б. *Synchaeta norvegica* (Gunn.) Kirp. С — редко.
427. *Achillea millefolium* L. Л — не часто. С — не редко.
428. *Ptarmica impatiens* (L.) DC. Л, С — не редко.
429. *Pyrethrum pulchrum* Ledeb. А, М — не редко.
430. *Dendranthemum sinuatum* (Ledeb.) Tzvel. Л, С, НА — редко.
431. *Artemisia bargusinensis* Spreng. С — очень редко.
432. *A. borealis* Pall. С — очень редко.
433. *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess. С — очень редко.
434. *Nardosmia saxatilis* Turcz. А — не редко.
435. *Doronicum altaicum* Pall. С, НА — редко. Очень редко встречается f. *polycephalum* Malysch. (*D. bargusinense* Serg.).
436. *D. turkestanicum* Kavill. С, НА — редко.
437. *Senecio asiaticus* Schischk. et Serg. Л — не часто, С — не редко.
438. *S. nemorensis* L. Л, С — не редко.
439. *S. resedifolius* Less. А — редко.
440. *S. turczaninovii* DC. Наряду с типичными встречаются растения, относящиеся к var. *reverdattoi* (K. Sobol.) Malysch. и f. *pseudofulvus* Cuf. А — не часто.

441. *Senecio vereczaginii* Schischk. et Serg. Мелкий вид, очень близкий к *S. asiaticus*. ВС, НА — редко.

442. *Ligularia altaica* DC. С — очень редко.

443. *L. sibirica* (L.) Cass. С — редко.

444. *Saussurea alpina* (L.) DC. s. l. Большинство наших растений можно отнести к мелкому виду *S. stubendorffii* Herd., однако он слабо обособлен и имеет переходные формы к типичной *S. alpina*. Л, С, НА — не редко.

445. *S. baicalensis* (Adams) Robins. ВС, НА — не редко.

446. *S. controversa* DC. Л — редко.

447. *S. foliosa* Ledeb. ВС, А, М — не часто.

448. *S. frolovii* Ledeb. С, НА — не часто.

449. *S. latifolia* Ledeb. ВЛ, С, НА — не часто.

450. *S. parviflora* (Poir.) DC. Л, С — не редко.

451. *S. schanginiana* (Wydl.) Fisch. ex Herd. А — редко.

452. *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. ВЛ, С — не редко.

453. *C. komarovii* Schischk. ВЛ — очень редко.

454. *C. serratuloides* (L.) Hill. Л — редко.

455. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. ВЛ, С — не редко.

456. *Tragopogon orientale* L. Л, НС — редко.

457. *Scorzonera radiata* Fisch. С, НА — не редко.

458. *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop. Л, С — не редко.

459. *Taraxacum altaicum* Schischk. ВС, А — не редко.

460. *T. brevirostre* Hand.-Mazz. Наши растения отличаются более высоким ростом и более длинными носиками семянок. А — редко.

461. *T. glabrum* DC. А — редко.

462. *T. pseudoatratum* Orazova. А, М — не редко.

463. *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauv. Л, С — редко.

464. *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. А — не редко.

465. *C. lyrata* (L.) Froel. Л, С — не редко.

466. *C. sibirica* L. Л, С — не редко.

467. *Hieracium dublitzkii* B. Fedtsch. et Nevski. ВЛ, С — редко.

468. *H. korshinskyi* Zahn. Наряду с типичной встречается var. *altaiense* Serg.

469. *H. krylovii* Nevski. Л — редко.

470. *H. umbellatum* L. Л — не редко, С — редко.

Всего для хребта Куркуре нами приводится 472 вида и подвида высших сосудистых растений, из них высших споровых — 25, голосемянных — 6, покрытосемянных однодольных — 118, двудольных — 323. Во флоре насчитывается 207 родов и 66 семейств. Ведущие по числу видов семейства: *Asteraceae* (54), *Cyperaceae* (48), *Poaceae* (42), *Rosaceae* (31), *Ranunculaceae* (28), *Caryophyllaceae* (24), *Scrophulariaceae* (17), *Salicaceae* (16), *Fabaceae* (15), *Apiaceae* (13); с родами: *Carex* (40), *Salix* (15), *Pedicularis* (7), *Saxifraga* (8), *Saussurea* (8), *Poa* (12), *Equisetum* (7), *Festuca* (7), *Potentilla* (8), *Aconitum* (6).

В целом для Горного Алтая (Куминова, 1960) приводится 1840 видов. Таким образом, на хребте Куркуре произрастает около 25% всех видов, обитающих в Горном Алтае. При сравнении с ботанико-географическими округами Западного Саяна (Красноборов, 1976), имеющими значительно большую площадь, оказывается, что растительный покров исследованного нами района имеет более высокую видовую насыщенность (в 1.5—2 раза).

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. 1960—1975.1—7.

Галанин А. В., Н. И. Золотухин, Л. В. Марина. 1977. Гербарий и перспективы флористических исследований в Алтайском заповеднике. Бот. ж., 62, 4.

Егорова Т. В. 1968. Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*.

Еленевский А. Г. 1978. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран.

Ефимцев Н. А. 1961. Четвертичное оледенение Западной Тувы и Восточной части Горного Алтая.

Коропачинский И. Ю. 1975. Дендрофлора Алтае-Саянской горной области.

Красноборов И. М. 1976. Высокогорная флора Западного Саяна.
Крылов П. Н. 1927—1964. Флора Западной Сибири. 1—12.
Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая.
Малышев Л. И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. — 1968. Определитель высокогорных растений Южной Сибири.
Оразова А. О. 1975. Одуванчики Казахстана и Средней Азии.
Растения Центральной Азии. 1963—1977. 1—7.
Скворцов А. К. 1968. Ивы СССР.
Хомутова М. С., М. В. Золотовский, А. Н. Гончарова. 1938. Список растений Алтайского государственного заповедника. Тр. Алтайск. гос. заповедника, 2.
Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР.
Черепнин Л. М. 1957—1967. Флора южной части Красноярского края. 1—6.

Алтайский государственный заповедник,
с. Айлю.

Получено 25 V 1978.

SUMMARY

An annotated list of vascular plants floristic finds within the boundaries of the Kurkure mountain range during 1976—1977 is given. Botanical studies in this region have not been undertaken before. The physiographic features of the range, the altitudinal zonation of plant cover and the occurence of 472 species and subspecies in each zone are presented and briefly discussed.

УДК 581.3 : 582.761.2

Т. Н. Наумова

СЕМЯПОЧКА, МАКРОСПОРОГЕНЕЗ, МИКРО- И МАКРОГАМЕТОГЕНЕЗ У *SARCOCOCCA HUMILIS* HORT. (*BUXACEAE*)

T. N. NAUMOVA. OVULE, MACROSPOROGENESIS, MICRO- AND MACROGAMETOGENESIS IN *SARCOCOCCA HUMILIS* HORT. (*BUXACEAE*)

В результате эмбриологического изучения *Sarcococca humilis* Hort. (*Buxaceae*) установлено, что пыльцевые зерна у данного вида нормально развиваются лишь до одноядерной стадии, а в дальнейшем дегенерируют. Стерильные пыльцевые зерна в период цветения были также обнаружены у *S. ruscifolia* Stapf. и *S. saligna* Mill., а согласно литературным данным, и у *S. pruniformis* Lindl. Стерилизация пыльцевых зерен у *S. humilis* происходит как при выращивании растений в открытом грунте, так и в оранжереях. Женский археспорий у *S. humilis* многоклеточный. Кроющие клетки неоднократно делятся периклинально, образуя кроющий комплекс, состоящий из 2—5 вертикальных столбцов клеток, соответствующих числу археспориальных клеток. Одна или редко две из вторичных археспориальных клеток превращаются в макроспороцит, который вступает в мейоз. Тетрада линейная. Начало зародышевому мешку может дать любая из клеток тетрады. Зародышевый мешок *Polygonum*-типа. Отсутствие дифференциации на синергиды и яйцеклетку — характерная особенность яйцевого аппарата *S. humilis*. Все три клетки яйцевого аппарата имеют одинаковые размеры клеток и ядер, бедны цитоплазмой; крупные вакуоли у них находятся в терминальной или боковой частях. Процесс двойного оплодотворения не происходит из-за стерильности пыльцевых зерен и, возможно, в связи со спецификой дифференциации клеток яйцевого аппарата. Другая особенность зрелого зародышевого мешка заключается в отсутствии клеточных перегородок между антиподальными ядрами. Антиподы в виде клеток формируются исключительно редко. Развитие мужской и женской генеративной сфер у *S. humilis* характеризуется большой продолжительностью во времени.

Изучение адвентивной эмбрионии у покрытосемянных, как формы апомиксиса, позволяющей растениям сохранять способность к образованию семян, имеет несомненно большое теоретическое и практическое значение. Как показали проведенные нами ранее исследования адвентивной эмбрионии у представителей семейств *Celastraceae* и *Cactaceae* (Наумова, 1970а, б, 1978, 1979; Наумова, Яковлев, 1972, и др.), эмбриологические процессы, наблюдаемые у них при формировании семян апомиктической природы, имеют определенные различия. Вполне возможно, что и другие покрытосемянные, характеризующиеся данной формой апомиксиса, имеют свои специфические черты в развитии генеративных структур. Познание эмбриологического развития видов, склонных к адвентивной эмбрионии, позволит выявить общие закономерности этого процесса, а также более правильно охарактеризовать и оценить его эволюционное значение.

В качестве объекта исследований нами взята *Sarcococca humilis* Hort. Ранее этот вид эмбриологически не изучался. Род *Sarcococca* в целом в данном плане также изучен очень слабо. Однако благодаря работам Орра и Вигера (Orr, 1923; Wiger, 1930) стало известно, что *S. ruscifolia*, *S. pruniformis* и *S. hookeriana* являются примерами автономной нуцеллярной эмбрионии. Полное эмбриологическое исследование этих видов авторами проведено не было, макроспорогенез и макрогаметогенез не рассматрива-

лись. Возможно, некоторые сведения по этим вопросам имеются в работе Вигера (Wiger, 1935), но она, к сожалению, уникальна и мало доступна.

Покрытосемянные, характеризующиеся автономной нуцеллярной эмбрионией, исследованы также очень фрагментарно. Проведенное нами изучение *S. humilis* несколько восполняет этот пробел.

В систематическом отношении род *Sarcococca* включается в сем. *Buxaceae* и состоит из четырех видов (Меликян, 1968). Ареал у этого рода ограничен, в естественном состоянии его представители встречаются только в тропической Азии (Тахтаджян, 1966). Род *Sarcococca* представлен вечнозелеными кустарниками небольших размеров (30—60 см в высоту), произрастающими в нижнем ярусе под пологом древесных пород. На территории нашей страны в Никитском и Батумском ботанических садах успешно интродуцированы *S. humilis* и *S. ruscifolia*. В местах произрастания в ботанических садах эти виды образуют довольно крупные популяции с почти сплошным покрытием; проникновение других видов в пределы популяций не отмечалось. Цветет *S. humilis* в условиях интродукции ранней весной — в конце февраля—начале марта. Период цветения продолжительный — 2—3 недели. Цветки мелкие, раздельнополые, обладают исключительно нежным ароматом. Плодоносит *S. humilis* довольно хорошо, плоды созревают в сентябре—октябре. Этот вид успешно культивируется в оранжереях; хорошо размножается черенками, растения, выращенные из них, зацветают обычно на следующий год. *S. himilis* может быть широко использован для озеленения помещений.

Материал и методика

Материал для исследований собирали в течение вегетационных периодов 1975—1977 гг. в Никитском и Батумском ботанических садах, а также с растений, выращенных из черенков и произрастающих в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (БИН). В качестве фиксатора использовали смесь ФАА. Материал обезвоживали и доводили до парафина по общепринятой методике. Срезы приготовляли толщиной 15 мкм, окрашивали их гематоксилином Гайденгайна с подкраской рутением красным, а также генциан-виолетом с подкраской оранжем «Ж» в гвоздичном масле. Рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-5.

Наблюдения за *S. humilis* были начаты со стадии бутона и продолжались вплоть до созревания семян, т. е. в течение всего года. Материал фиксировали не реже 1—2 раз в месяц.

Результаты исследований и их обсуждение

М и к р о г а м е т о г е н е з. В сентябре на растениях были обнаружены бутоны мужских и женских цветков, которые зацветают в начале следующего года. Мужские цветки имеют уже вполне развитые пыльники (рис. 1, *1*). Пыльники у *S. humilis* четырехгнездные, пыльцевые зерна в них находятся в это время на одноядерной стадии. Пыльники в этот период имеют хорошо развитый слой эпидермальных клеток, некоторые из них отличаются более крупными размерами и неправильной формой. Эндотеций состоит из одного слоя клеток. Промежуточный слой также представлен в большинстве случаев одним слоем. Клетки тапетума крупные, часто двухъядерные. В одноядерных пыльцевых зернах ядро смещено к оболочке вакуолью. Мейоз материнских клеток микроспор осуществляется раньше, вероятно, в июле—августе.

Исследуя пыльники незадолго до цветения — в феврале, мы обнаружили происшедшие в них резкие изменения (рис. 1, *2*). Пыльцевые зерна к этому времени в большинстве случаев становятся двуклеточными, содержат генеративное и вегетативное ядра. Однако состояние ядер и цитоплазмы оказывается не характерным для живых функционирующих клеток. Как вегетативное, так и генеративное ядра гомогенны, ядрышко

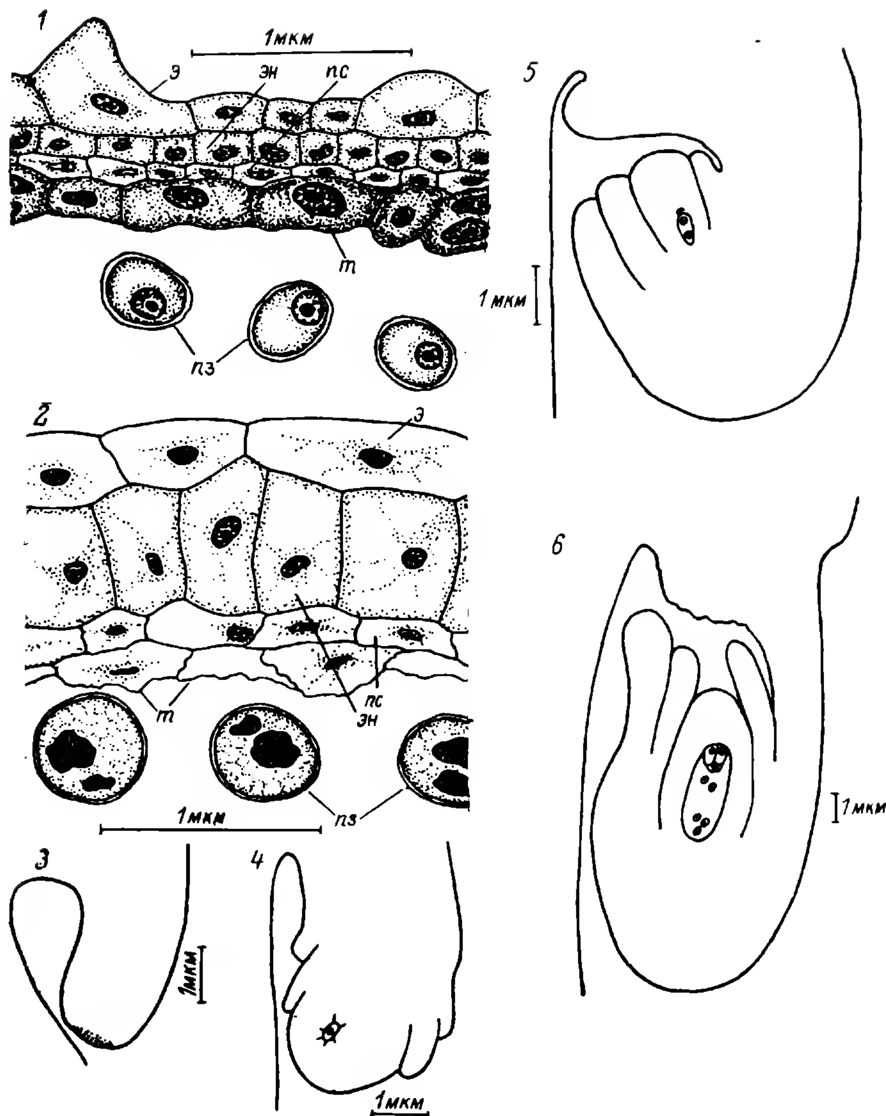


Рис. 1. Фрагменты пыльников и развитие семяпочек у *Sarcococca humilis* Hort.

1 — строение стенки пыльника и одноядерных пыльцевых зерен за 6 месяцев до цветения; *2* — стенка пыльника в период цветения; пыльцевые зерна с аморфными, дегенерирующими вегетативным и генеративным ядрами; *3* — семяпочка в период дифференциации археспориальной ткани; *4* — семяпочка с внутренним и наружным интегументами на стадии формирования макроспор; *5* — семяпочка на стадии двухъядерного зародышевого мешка; *6* — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка. *э* — эпидерма, *пс* — промежуточный слой, *эн* — эндотеций, *т* — тапетум, *пз* — пыльцевые зерна.

и хроматиновые структуры, характерные для ядер, не выявляются. Оба ядра теряют четкие очертания и приобретают неправильную форму. Цитоплазма становится пенистой, вакуоль исчезает. Все это несомненно свидетельствует о том, что к началу цветения *S. humilis* его пыльцевые зерна становятся стерильными. Подтверждением этому послужило также отсутствие прорастания этой пыльцы, помещенной на искусственную питательную среду. Стенка пыльника к этому периоду развития также несколько изменяется. Эпидерма представлена крупными удлиненными клетками (рис. 1, *2*). Клетки эндотеция значительно увеличиваются по сравнению с предыдущей стадией, но количество цитоплазмы, сосредоточенной в основном вокруг ядра, незначительно. Клетки тапетума начинают разрушаться. Тапетум — секреторного типа.

Таким образом, при сравнении строения стенки пыльников у *S. humilis* осенью — в сентябре — и незадолго до цветения — в феврале — аномальные отклонения от нормы не обнаружены. Однако с пыльцевыми зернами за этот период происходят резкие изменения и они из одноклеточных фертильных превращаются в двуклеточные стерильные. Подобные картины наблюдались во всех просмотренных пыльниках.

При обсуждении полученных результатов по микрогамотогенезу прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что у *S. humilis* процесс формирования пыльников и развитие пыльцевых зерен до одноядерной стадии происходят в условиях Черноморского побережья Крыма и Кавказа летом или в начале осени, т. е. более чем за 6 месяцев до начала цветения. В течение наиболее неблагоприятных для вида условий позднеосенних и зимних месяцев — с октября по февраль — пыльцевые зерна претерпевают необратимые изменения и становятся стерильными. Можно было бы думать, что это явление вызывается неблагоприятным влиянием факторов внешней среды и прежде всего низкими температурами воздуха, наблюдаемыми в условиях интродукции. Однако это, очевидно, не совсем так. Оказалось, что стерильные пыльцевые зерна формируются у особей этого вида, выращиваемых и в оранжерейных условиях. Стерильные пыльцевые зерна в период цветения мы обнаружили у *S. saligna*, культивируемой в оранжерее БИНа, и у *S. ruscifolia*, интродуцированной в Батуми. Согласно данным Вигера (Wiger, 1930), образование стерильных пыльцевых зерен обнаружено также у *S. pruniformis*.

На основании полученных нами данных и имеющихся литературных сведений можно заключить, что отсутствие фертильных пыльцевых зерен в период цветения отмечено у большей части видов рода *Sarcococca*. Вполне возможно, что склонность к формированию стерильных пыльцевых зерен в роде *Sarcococca* представляет собой в настоящее время генетически закрепленное явление. Вероятно, это свойство могло возникнуть на каком-либо этапе филогенетического развития рода *Sarcococca* под влиянием неблагоприятных изменений факторов внешней среды.

Макроспорогенез. У различных групп покрытосемянных в субэпидермальном слое нуцеллуса семяпочки дифференцируются одна или несколько археспориальных клеток. Этот признак, как известно, служит критерием для определения типа археспория, который может быть одно- или многоклеточным. При изучении одноклеточного археспория исследователи обычно не встречают особых затруднений. Гораздо сложнее обстоит дело при изучении многоклеточного археспория, на что неоднократно указывалось в литературе (Романов, 1954; Яковлев, Иоффе, 1965; Солнцева, 1965, и др.). Наиболее фундаментальными в этой области являются исследования И. Д. Романова (1954). Автором детально прослежен процесс дифференциации обоих типов археспория в роде *Gossypium*, описаны характерные морфологические черты археспориальных клеток и макроспороцитов, особое внимание уделено терминологии.

Одним из наиболее трудных этапов при изучении многоклеточного археспория является начальная стадия дифференциации археспориальной ткани. Это связано с тем, что когда в субэпидермальном слое появляются первичные археспориальные клетки, вся ткань семяпочки представлена меристематическими клетками. Эти разные по своей дальнейшей жизнедеятельности клетки на данном этапе развития очень сходны между собой морфологически. Более отчетливые и точные сведения в связи с этим могут быть получены при анализе лишь более поздних стадий развития, и в частности стадий, когда произойдет отделение кроющих клеток, а вторичные археспориальные клетки по сравнению с меристематическими будут характеризоваться значительно более крупными своими размерами и размерами ядер и иметь густую базофильную цитоплазму (Романов, 1954). С подобными трудностями встретились и мы при изучении макроспорогенеза у *S. humilis*.

Завязь у *S. humilis* трехгнездная. В каждом из гнезд закладываются по две семяпочки, но фертильной в дальнейшем остается лишь одна.

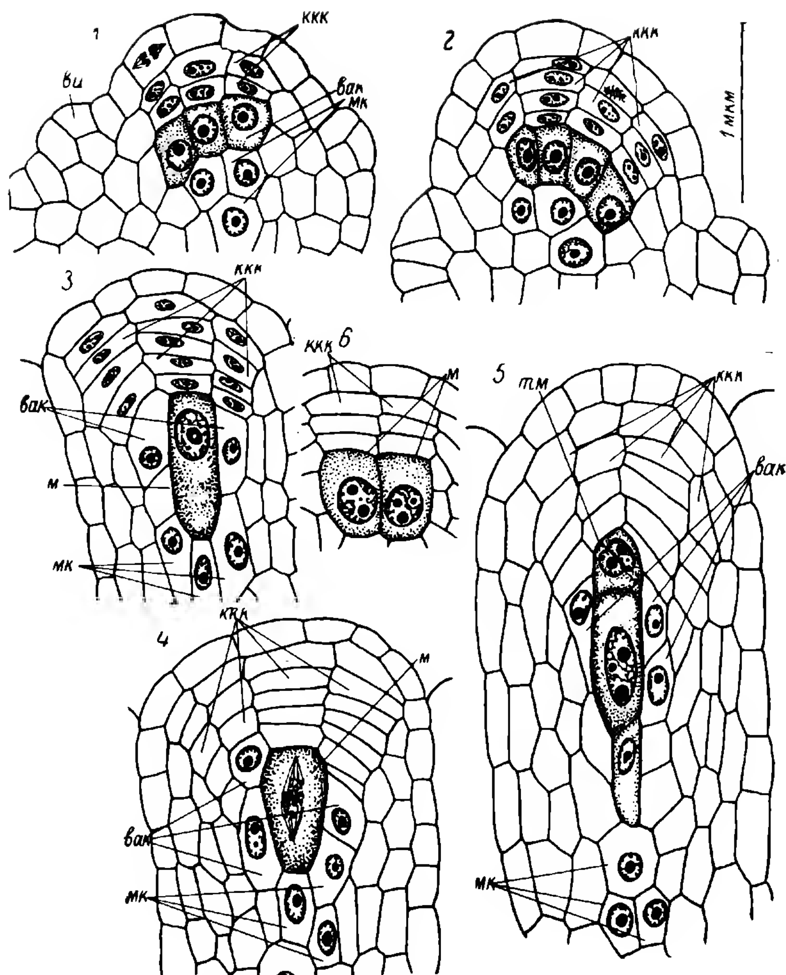


Рис. 2. Макроспорогенез у *Sarcococca humilis* Hort.

1 — микропилярная часть семяпочки с тремя вторичными археспориальными клетками и с двумя кроющими клетками над каждой из них; под археспориальными находятся крупные меристематические клетки; начало формирования внутреннего интегумента; *2* — микропилярная часть семяпочки с четырьмя вторичными археспориальными клетками и рядами кроющих клеток над каждой из них: *3* — микропилярная часть семяпочки с макроспороцитом и двумя вторичными археспориальными клетками, не вступившими в мейоз; над каждой из этих структур комплексы из кроющих клеток; под макроспороцитом находятся крупные меристематические клетки; *4* — микропилярная часть семяпочки с макроспороцитом на стадии деления в окружении вторичных археспориальных и крупных меристематических клеток; число клеток кроющего комплекса увеличилось; *5* — семяпочка с тетрадой макроспор, средняя из которых выглядит наиболее активиой; вторичные археспориальные клетки, граничащие с ней, выглядят более угнетенными, чем на предыдущих стадиях; *6* — семяпочка с двумя макроспороцитами.
вак — вторичные археспориальные клетки, *мк* — меристематические клетки, *ви* — внутренний интегумент, *м* — мейоцит, *тм* — тетрада макроспор, *ккк* — комплекс кроющих клеток.

Бугорок семяпочки становится заметным на плаценте в сентябре, т. е. почти за 6 месяцев до цветения. К началу цветения он значительно вытягивается, увеличивается в размерах, меняется его положение по отношению к плаценте (рис. 1, *3—5*). В этот период развития появляется внутренний интегумент, который начинает формироваться из клеток эпидермального слоя семяпочки (рис. 1, *3*; *2*, *1*). Начальные этапы дифференциации нуцеллуса связаны с образованием спорогенных клеток.

Принимая во внимание рассмотренные выше трудности и невозможность достоверной детерминации первичных спорогенных клеток с помощью используемых методов, мы вынуждены начать описание спорогенеза у *S. humilis* с несколько более поздних этапов. В нуцеллусе семяпочки, изображенной на рис. 2, *1*, отчетливо видны 3 вторичные археспориальные клетки, а над каждой из них — по столбику из двух кроющих клеток; археспориальные клетки характеризуются крупными своими размерами

и размерами ядер и ядрышек, густой цитоплазмой, лишенной вакуолей. Кроющие клетки имеют вытянутую форму, ядра их значительно меньше по размерам, чем ядра археспориальных клеток; в ядре клеток присутствуют, как правило, одно более крупное и несколько мелких ядрышек. Четкие ряды кроющих клеток, расположенные над вторичными археспориальными клетками, свидетельствуют о том, что ранее в нуцеллусе дифференцировались 3 первичные археспориальные клетки. Каждая из этих клеток, поделившись, дала кроющую и вторичную археспориальную клетки. Кроющие клетки на данном этапе развития претерпели еще одно деление (рис. 2, *1*). В дальнейшем кроющие клетки продолжают делиться периклинально, образуя отчетливо выраженные ряды над каждой из археспориальных клеток. Вторичные археспориальные клетки больше не делятся, а лишь увеличиваются в размерах (рис. 2, *2*). Под археспориальными клетками у *S. humilis* постоянно присутствуют крупные клетки, очевидно, меристематической породы, так как дополнительных делений вторичной археспориальной клетки никогда не отмечалось.

Таким образом, в связи с тем, что у *S. humilis* постоянно наблюдаются от 2 до 4 вторичных археспориальных клеток с четкими рядами кроющих клеток над ними, археспорий этого вида следует считать многоклеточным. Согласно сведениям, приведенным Дэвис (Davis, 1966), у представителей сем. *Buxaceae* значится одноклеточный археспорий. Эти данные взяты, вероятно, из работы Вигера (Wiger, 1935), которой мы, к сожалению, не имеем и в связи с этим не можем провести анализ рисунков этого автора. Дэвис также сообщает о формировании нуцеллярного колпачка у *Buxaceae*. При изучении *S. humilis* мы установили, что клетки эпидермального слоя нуцеллуса к переклинальным делениям не приступают и нуцеллярный колпачок у этого вида не развивается.

Известно, что такой важный эмбриологический признак, как тип женского археспория, имеет большое филогенетическое значение и с успехом используется при определении родственных связей покрытосемянных растений. Обнаруженный и описанный нами многоклеточный археспорий в роде *Sarcococca*, возможно, поможет систематикам более точно определить положение в системе покрытосемянных как этого рода, так и семейства в целом, так как родственные связи сем. *Buxaceae* до сих пор не совсем ясны.

На более поздних стадиях развития семяпочки, когда отчетливо представлены как наружный, так и внутренний интегументы, вторичные археспориальные клетки перестают быть одинаковыми; в большинстве случаев одна из них начинает развиваться более интенсивно и превращается в макроспороцит (рис. 1, *4*; 2, *3*, *4*). В редких случаях наблюдалось синхронное развитие двух макроспороцитов (рис. 2, *6*). У других археспориальных клеток, не вступивших в мейоз, начинают наблюдаться признаки депрессии, ряды из кроющих клеток, располагающиеся над ними, продолжают оставаться отчетливо различными (рис. 2, *3—5*). Кроющие клетки по-прежнему делятся лишь периклинально. Макроспороцит в связи с этим оказывается отделенным от эпидермы нуцеллуса 2—4 столбцами кроющих клеток по 4—6 клеток в каждом (рис. 2, *5*).

Мейоз у *S. humilis* осуществляется спустя примерно полтора месяца после цветения — в конце апреля. В результате мейоза формируется линейная тетрада макроспор (рис. 2, *5*). Как показали наши исследования, получить преимущественное развитие в стать материнской клеткой зародышевого мешка может любая из клеток тетрады. Наиболее часто функционирующей становится одна из трех нижних клеток тетрады. Вторичные археспориальные клетки, не вступившие в мейоз, продолжают депрессировать, а в дальнейшем начинается их дегенерация (рис. 2, *5*). Следует отметить, что эти клетки непосредственно прилегают в боковых частях как к макроспороциту, так в дальнейшем и к материнской клетке зародышевого мешка (рис. 2, *3—5*) и служат, вероятно, для них и дополнительным источником питания, и барьером, отграничивающим их от соматических клеток нуцеллуса.

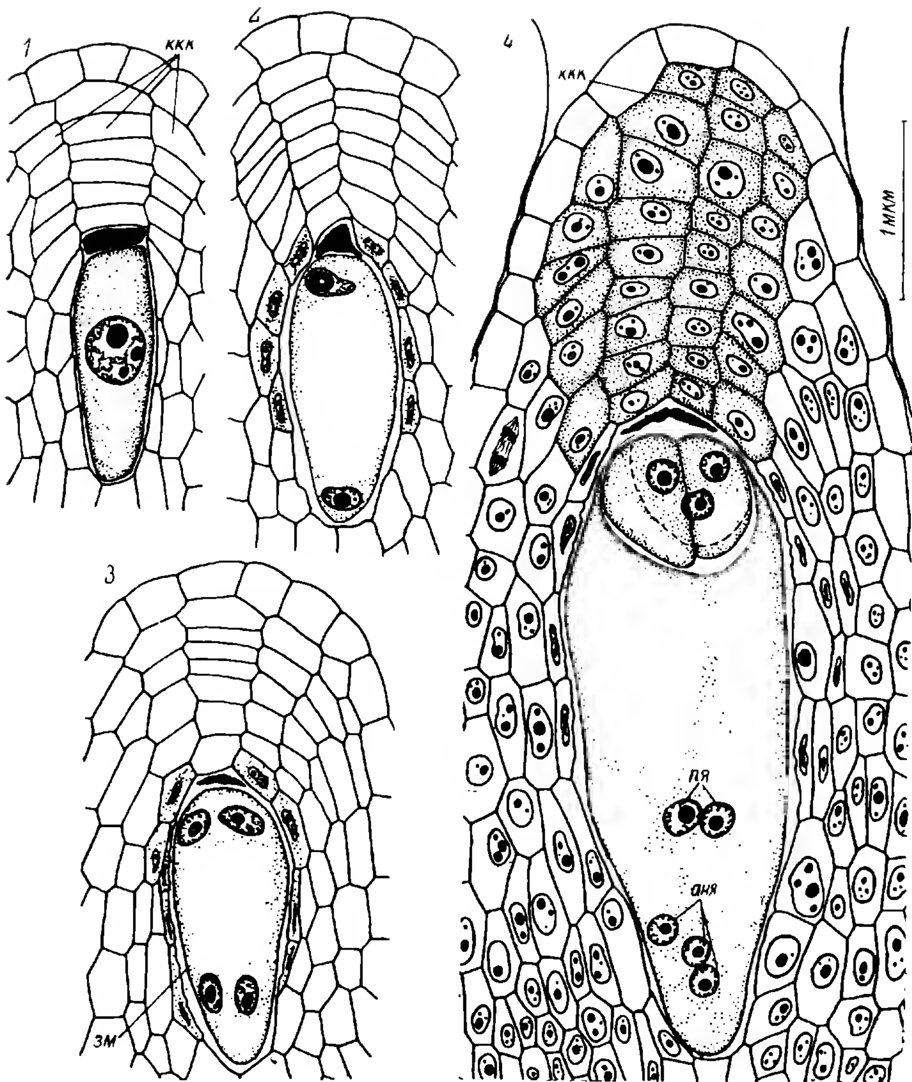


Рис. 3. Макрогаметогенез *Sarcococca humilis* Hort.

1 — одноядерный зародышевый мешок; *2*, *3* — двухъ- и четырехъядерные зародышевые мешки; прилегающие к ним нуцеллярные клетки разрушаются, над зародышевыми мешками клетки кроющего комплекса; *4* — зрелый зародышевый мешок с тремя клетками яйцевого аппарата без дифференциации на яйцеклетку и синергиды; в центральной клетке два полярных ядра и три антиподальных; над микропилярной частью зародышевого мешка густоплазменные клетки кроющего комплекса. *пя* — полярные ядра, *аня* — антиподальные ядра, *ккк* — комплекс кроющих клеток, *зм* — зародышевый мешок.

Макрогаметогенез. Наличие мейотического деления, образование тетрады макроспор и развитие зародышевого мешка из какой-либо одной клетки тетрады свидетельствуют о том, что зародышевый мешок по происхождению моноспорический (рис. 2, *5*). Начальными признаками развития зародышевого мешка следует считать сильное увеличение размеров одной из клеток тетрады, превращающейся в материнскую клетку зародышевого мешка. При увеличении общего объема клетки значительно увеличиваются ее ядро и ядрышко. В цитоплазме в апикальных частях клетки появляются вакуоли (рис. 3, *1*). У *S. humilis* окончание мейоза и начало формирования зародышевого мешка разделены, очевидно, значительным промежутком во времени. Клетки тетрады, не вступившие на путь макрогаметогенеза к стадии одноядерного зародышевого мешка, дегенерируют почти полностью (рис. 3, *1*). Ядро молодого зародышевого мешка приступает к делениям (рис. 3, *1—3*). В результате трех последовательных

митотических делений формируется восьмиядерная ценоцитная клетка, в которой у каждого из полюсов располагаются по 4 ядра. Эти деления завершаютсв клеткообразованием и формированием зародышевого мешка с характерными для покрытосемянных элементами (рис. 3, *4*). Таким образом, учитывая моноспорическое происхождение зародышевого мешка, число митозов, имеющих место в его онтогенезе, равное трем, и поляризацию ядер, зародышевые мешки *S. humilis* следует отнести к Polygonum-типу. В процессе макрогаметогенеза происходит значительное увеличение размеров зародышевого мешка (рис. 3, *1—4*). Клетки нуцеллуса, прилегающие к зародышевому мешку в его боковых частях, начинают разрушаться довольно раио. Так, массу таких клеток можно наблюдать со стадии двухъядерного ценоцита (рис. 3, *2*). Однако следует отметить, что процессу дезинтеграции нуцеллярных клеток предшествует разрушение вторичных археспориальных клеток, не вступивших на путь мейоза. Как было нами показано ранее, именно эти клетки отграничивали макроспороцит, а потом и клетки тетрады от соматических клеток семяпочки. Процесс дезинтеграции сопутствует развитию генеративных структур *S. humilis* почти на всех этапах их формирования.

Особое внимание необходимо обратить на структуру зрелого зародышевого мешка. Во-первых, у сформировавшихся клеток яйцевого аппарата, как правило, отсутствует дифференциация на яйцеклетку и синергиды. Все три клетки выглядят почти одинаково: они имеют одинаковые свои размеры и размеры ядер, содержат незначительное количество цитоплазмы, пенистой по структуре, терминальная или боковые части их заняты крупными вакуолями (рис. 3, *4*; 4, *4—6*). В литературе по эмбриологии сем. *Buxaceae* подобное явление ранее не отмечалось; возможно, это связано со слабой изученностью рода *Sarcococca*. Вполне вероятно, что клетки яйцевого аппарата у *S. humilis* в связи с их морфологическими особенностями и переходом этого вида исключительно на апомиктическое воспроизведение утрачивают и присущие им свойства клеток-гамет. Кроме того, в зародышевом мешке у *S. humilis* не всегда стабильно иротекает клеткообразование в халазальной его части. В большинстве случаев клеточные перегородки между ядрами антипод не образуются, хотя сами ядра лишены каких-либо признаков депрессии (рис. 3, *4*; 4, *4*). В этих случаях халазальные ндра, находищиеся в центральной клетке, смещаются вверх, к полярным ядрам. Более подробно эти процессы будут рассмотрены в следующей работе при анализе развития эндосперма. В редких случаях клетки-антиподы все же образуются — тогда они выглядят активными, имеют крупные ядра и ядрышки, густую цитоплазму (рис. 4, *5*, *6*). Центральная клетка крупная; в случае формирования клеток-антипод она имеет 2 полярных ядра, которые позже сливаются. При отсутствии же клеткообразования в халазальном районе центральная клетка содержит 5 ядер: 2 полярных и 3 аитиполярных (рнс. 3, *4*; 4, *4*). Дифференцированные зародышевые мешки наблюдаются у *S. humilis* спустя около 2.5 месяца после цветения. Семяпочки у этого вида к стадии зрелого зародышевого мешка становятся анатропными, двупокровными; микропиле у них формируется внутренним интегументом (рис. 1, *6*).

К наиболее часто встречаемым аномалиям в развитии зародышевого мешка у *S. humilis* следует отнести нарушение полярности и синхронности в делениях ядер. Так, часто на 2—8-ядерной стадиях макрогаметогенеза ядра не расходятся к полюсам и сосредоточиваются либо в цеитре клетки, либо у одного из полюсов (рис. 4, *1*, *3*). В этих случаях возможны также нарушения синхронности митотических делений (рис. 4, *2*, *3*). Такие зародышевые мешки, как правило, дегенерируют.

Сопоставляя развитие пыльцевых зерен с развитием женской генеративной сферы у представителей рода *Sarcococca*, необходимо отметить резко выраженную разновременность этих процессов. Так, в период присутствия в пыльниках одноядерных пыльцевых зерен в завязи только лишь закладываются бугорки семяпочек. В период цветения в растущих семяпочках дифференцируется археспорий. Мейоз наблюдается спустя более месяца,

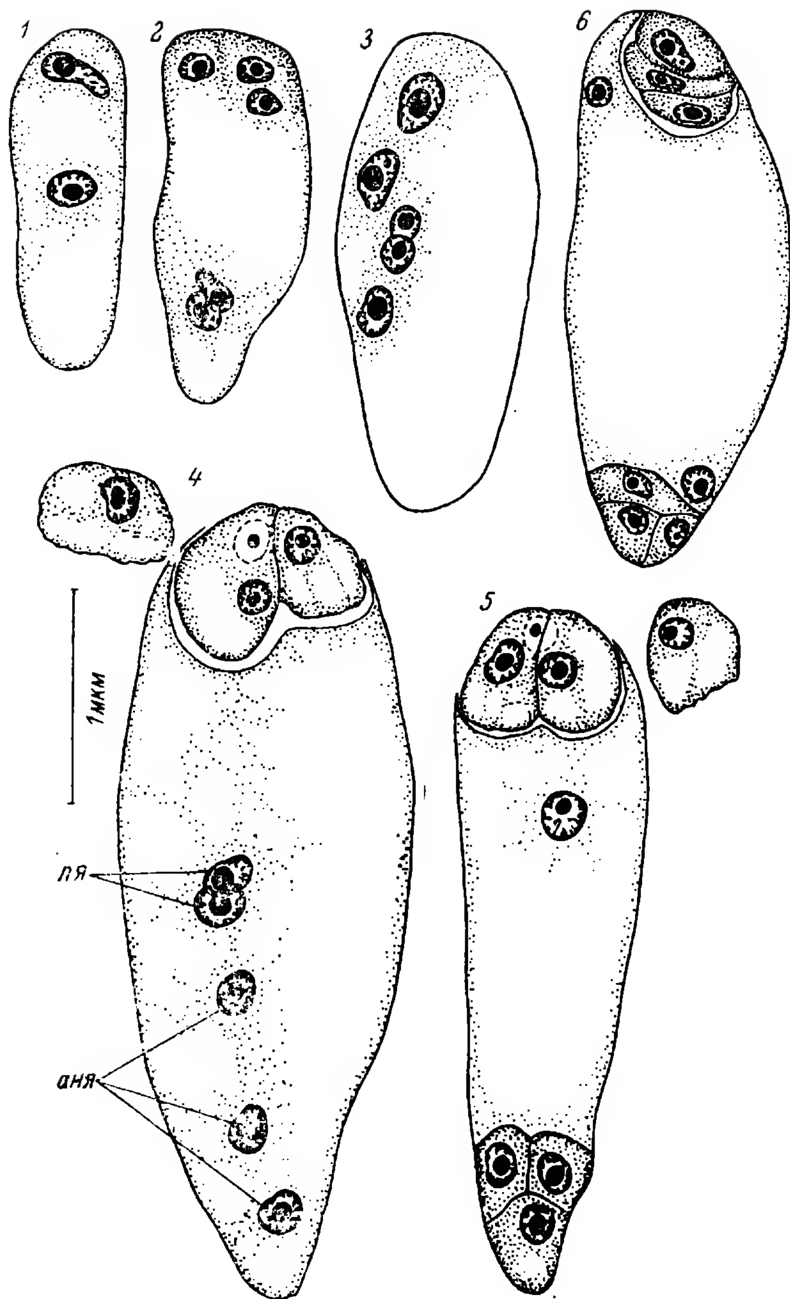


Рис. 4. Отклонения в макрогаметогенезе и строении зрелого зародышевого мешка у *Sarcococca humilis* Hort.

1 — двухъядерный зародышевый мешок с нарушенной полярностью; *2* — пятиядерный зародышевый мешок с нарушенной синхронностью деления ядер; *3* — пятиядерный зародышевый мешок с нарушенными полярностью и синхронностью деления ядер; *4—6* — вариации в строении зрелых зародышевых мешков, яйцевой аппарат во всех случаях не дифференцирован на яйцеклетку и синергиды, клетки антиподы образуются не всегда.
Обозначения те же, что на рис. 3.

а зрелый зародышевый мешок присутствует в семяпочке через 2.5 месяца после цветения. Таким образом, развитие генеративных структур у *S. humilis* отличается асинхронностью и большой продолжительностью во времени.

Мужские генеративные структуры, необходимые для осуществления процесса двойного оплодотворения у большинства представителей рода

Sarcococca, как показали наши исследования, отсутствуют, и для клеток яйцевого аппарата характерны значительные морфологические изменения. Таким образом, *S. humilis* подобно другим видам этого рода полностью утратил способность к половому воспроизведению и является примером вида с автономной нуцеллярной эмбрионией. Вполне возможно, что отклонения в строении зрелого зародышевого мешка у *S. humilis* связаны с переходом этого вида на апомиктический путь воспроизведения.

Наряду с описанием генеративных структур семяпочки особое внимание следует обратить и на формирование нуцеллярной ткани в связи с наличием у данного вида нуцеллярной полиэмбрионии. В процессе роста и развития семяпочки постоянно увеличивается объем нуцеллярной ткани. Как было показано выше, над микропилярной частью развивающихся зародышевых мешков располагаются клетки кроющего комплекса. Каждая из кроющих клеток претерпевает ряд делений к стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 3, *1—4*). Клетки кроющего комплекса очень узкие на начальных стадиях развития в дальнейшем становятся более крупными, увеличиваются ядра и ядрышки, а цитоплазма по-прежнему остается густой и невакуолизированной (рис. 3, *1—4*). Клетки боковых частей нуцеллуса со стадии двухъядерного зародышевого мешка начинают разрушаться, но деления в них не прекращаются (рис. 3, *2—4*). По сравнению с клетками кроющего комплекса они выглядят более мелкими.

Выводы

1. Семяпочки у *Sarcococca humilis* — крассинуцеллятные, двупокровные, анатропные, микропиле образуется внутренним интегументом.
2. Стенка пыльника состоит из эпидермы, однослойного эндотеция, промежуточного слоя из одного-двух рядов клеток и тапетума секреторного типа, часто с двухъядерными клетками.
3. Пыльцевые зерна до одноядерной стадии развиваются нормально, но в дальнейшем становятся стерильными.
4. Стерильные пыльцевые зерна в период цветения, кроме *S. humilis*, обнаружены также у *S. pruniformis*, *S. saligna* и у *S. ruscifolia*.
5. Археспорий многоклеточный. Кроющие клетки многократно делятся периклинально, образуя комплексы над каждой из вторичных археспориальных клеток.
6. В мейоз вступает наиболее часто лишь одна клетка. Тетрада линейная. Материнской клеткой зародышевого мешка может стать любая из клеток тетрады.
7. Зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа. Клетки яйцевого аппарата лишены морфологической дифференциации и выглядят совершенно одинаковыми. Клеточных перегородок между антиподальными ядрами в большинстве случаев не образуется, при этом в центральной клетке наряду с двумя полярными ядрами присутствуют и три антиподальных ядра.
8. Развитие мужской и женской генеративных сфер у *S. humilis* характеризуется асинхронностью и большой продолжительностью во времени.

Выражаю искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору М. С. Яковлеву за ценные замечания и внимание к работе.

ЛИТЕРАТУРА

Меликян А. П. 1968. Положение семейств *Buxaceae* и *Simmondsiaceae* в системе. Бот. ж., 53, 8.

Наумова Т. Н. 1970а. Развитие половых и апомиктических зародышей у бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.). Бот. ж., 55, 5. — 1970б. Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne) Koehne. Бот. ж., 55, 9. — 1978. Особенности развития нуцеллярной ткани и нуцеллярная полиэмбриония у *Opuntia elata*. Бот. ж., 63, 4. — 1979. Эмбриология представителей сем. *Celastraceae*. Значение интегументальной эмбрионии в эволюции рода *Euonymus*. В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений. М.—Л.

Н а у м о в а Т. Н., М. С. Я к о в л е в. **1972.** Адвентивная эмбриония у покрытосеменных растений. Бот. ж., 57, 8. — **1978.** Половое воспроизведение у *Opuntia ficus-indica*. Бот. ж., 63, 3.

Р о м а н о в И. Д. **1954.** Эмбриологические исследования хлопчатника. I. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках. Тр. САГУ, III.

С о л н ц е в а М. П. **1965.** О развитии многоклеточного археспория у земляники. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л.

Т а х т а д ж я н А. Л. **1966.** Система и филогения цветковых растений.

Я к о в л е в М. С., М. Д. И о ф ф е. **1965.** Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л.

D a v i s G. **1966.** Systematic embryology of the angiosperms.

O r r W. J. **1923.** Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia* Stapf. Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 14, 21—23.

W i g e r J. **1930.** Ein neuer Fall von autonomer Nucellar Polyembryonie. — **1935.** Embryological studies on the fami ies *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 X 1978.

SUMMARY

As the result of embryological study of *Sarcococca humilis* Hort. (*Buxaceae*) it has been found that pollen grains normally develop only up to the mononuclear stage and then degenerate. The presence of steril pollen grains during the flowering period has been also found in *S. ruscifolia* Stapf, *S. saligna* Mill., *S. pruniformis* Lindl. Sterilisation of *S. humilis* pollen grains takes place under the conditions of growing in open ground as well as in grunhouse. Female archesporium is multicellular. Cover cells repeatedly have periclinal devisions, thus forming the cover complex. Most often only one cell enters the meiosis. The tetrad is linear. Any of the cells from the tetrad can initiate the embryo sac, which develops according the Polygonum type. These and other deviations in the development of generative sphere of *S. humilis* are probably connected with the acquirement this species on the apomictic way of reproduction.

ТОМ 64 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1979, № 5

УДК 582.29 (571.651)

М. П. Андреев

ЛИШАЙНИКОВЫЕ СИНУЗИИ В ЛИСТВЕННИЧНИКЕ У ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА В АНЮЙСКОМ НАГОРЬЕ

M. P. ANDREEV. LICHEN SYNUSIA OF LARCH FOREST BY THE UPPER LIMIT OF FORESTS IN ANUJ PLATEAU

При изучении двух участков лишайникового лиственничника выявлено все разнообразие напочвенных лишайниковых синузий, образованных преимущественно видами рода *Cladina*. Сделана попытка их классификации. Все синузии отнесены к двум федерациям и трем унионам. Внутри одного униона выделены социететы. Приведены предварительные результаты исследования эпифитных лишайниковых синузий на лиственницах. В таблицах представлены списки 35 видов лишайников, встреченных в исследованных синузиях, и данные по проективному покрытию этих видов.

В экосистемах тундры, лесотундры и северной тайги существенную роль играют лишайники. В одних случаях они выступают основными строителями фитоценозов, в других — создаваемые ими группировки являются важнейшими элементами структуры. Влияние, оказываемое лишайниками на круговорот веществ, структуру и видовой состав растительных сообществ Севера, делает их одним из важнейших объектов изучения.

Начало серьезному изучению лишайниковой растительности положили такие исследователи, как Е. Фрей (Frey, 1924), А. Н. Окснер (1927), О. Клемент (Klement, 1955), Й. Баркман (Barkman, 1958) и др., которые разработали методики исследований, и по существу стали основоположниками главных направлений современной лихеноценологии. При изучении лишайниковой растительности во всех геоботанических школах развивались свои подходы, из которых наибольшее распространение получила точка зрения представителей франко-швейцарской школы. Ими в последнее время проводятся работы по детальному изучению лишайниковых ассоциаций Центральной и Северной Европы, Исландии, Гренландии, некоторых районов Америки; публикуются работы по лишайниковой растительности отдельных стран (James et al., 1977). Интересные исследования с использованием точных методов учета экологических факторов проводит К. Кершоу (Kershaw, 1974; Kershaw, Larson, 1974), занимающийся изучением растительных группировок с доминированием лишайников на севере Канады. В России еще в 1904 г. вышла работа А. А. Еленкина по лишайниковым формациям Саян, но только в последнее время, особенно после работ Х. Х. Трасса (1964, 1966), подобные исследования получили развитие. Подчеркивая своеобразие лишайниковых группировок и признавая их некоторую автономность, Трасс (1964) рассматривает их в качестве синузий, т. е. структурных частей фитоценоза, считает возможным их классифицировать и предлагает свою классификационную схему. Он представил также программу исследования лишайниковых синузий. Оригинальный метод изучения эпифитной лишайниковой растительности разработал Л. Г. Бязров (1969, 1970), предложивший термин «эндостратосинузия» для обозначения совокупности конкретных группировок, сход-

ных по видовому составу и формам роста лишайников, развивающихся в пределах типа лесного биогеоценоза на деревьях одной породы в одном биогеогоризонте.

Мы понимаем синузию в смысле В. Н. Сукачева (1950) как «структурную часть фитоценоза, характеризующуюся определенным видовым составом, определенным экологическим характером видов, ее составляющих, и пространственной обособленностью, а следовательно, и особой фитоценотической средой». В то же время вслед за Н. А. Миняевым (1963) мы признаем некоторую самостоятельность синузий, являющуюся следствием их приспособленности только к среде, создаваемой эдификаторной синузией и слабым влиянием, оказываемым друг на друга синузиями одного ранга. В случае отсутствия эдификаторной синузии (у нас — лишайниковые группировки выше границы леса) все независимые соседние синузии мы рассматриваем как самостоятельные сообщества. По нашему мнению, это не мешает (при соответствующих оговорках) классифицировать их вместе, объединяя в унионы (Трасс, 1964). Унионы мы выделяем вслед за А. А. Корчагиным (1976) по характерным видам одной биоморфы (унионы лишайниковых синузий — по характерным видам одной или двух близких форм роста). В пределах унионов по соотношению доминантных видов или по доминантному виду (Du Rietz, 1965; Корчагин, 1976) выделяем социететы. Синузии этих социететов являются индикаторами условий среды на различных элементах микрорельефа. Унионы в свою очередь объединяются в федерации, выделяемые по жизненным формам лишайников (кустистые, листоватые, накипные). Выделение же более крупных классификационных единиц на основе материалов по одному небольшому району вряд ли правомерно. По нашему мнению, достаточно разделять лишайниковые синузии по условиям местообитания на эпифитные, напочвенные и т. д., не придавая этим группам статуса классификационных единиц.

В сентябре 1977 г. в составе Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР мы проводили исследования лишайниковой флоры и растительности в Билибинском р-не Магаданской обл. в окрестностях горы Эломбал, расположенной в среднем течении р. Малый Анюй, на его левобережье. Высота горы, входящей в систему одного из северных отрогов Анюйского хребта, — 1056 м. Верхняя граница леса проходит на высоте 600 м над ур. м. В геологическом отношении гора Эломбал представляет крупный массив гранодиоритов и кварцевых диоритов позднеюрского времени, окруженный в зонах контакта среднетриасовыми роговиками, а дальше от центра массива — сланцами (Шило, 1970). Распадки и долины ручьев, берущих начало в массиве, заполнены современными насосами мощностью до 8 м. Крутизна склонов достигает 30—40°, шлейфы и откосы долин более пологие, а наклон днищ долин не превышает обычно 10°. Поверхности горных склонов в лесном поясе, как правило, мелкощебнистые и задерненные. Плоские поверхности вершин отрогов, находящиеся в пределах пояса кустарничково-лишайниковых тундр, также перекрыты породой, разрушенной до щебня. Вершина же массива, начиная с высот 700—800 м над ур. м., представляет крупноглыбистые развалы, иногда спускающиеся до верхней границы леса и днищ долин. Все окрестные территории находятся в области сплошного распространения вечной мерзлоты.

Из годового количества осадков (250 мм) только одна четверть выпадает в виде снега. Снежный покров (средняя мощность — 40 см) держится около 240 дней, причем снег сдувается с безлесных вершин и скапливается в распадках и в западинах на склонах. Средняя температура июля в районе — +12° С, средняя температура января — —36° С. Абсолютный максимум и минимум равны соответственно +30 и —60° С. Вегетационный период в долинах длится с мая по сентябрь, на вершинах — с начала июня по конец августа. В целом климат района резкоконтинентальный с очень морозной зимой (Клюкин, 1970).

В таких условиях на вершине массива, начиная с высот 700—800 м

над ур. м., развивается разреженная растительность, сходная с растительностью арктических пустынь и характеризующаяся почти полным отсутствием цветковых, слабым развитием кустистых и листоватых лишайников и мхов и большим обилием накипных, преимущественно эпилитных, лишайников. Ниже по склону, в местах скопления мелкообломочного материала и мелкозема, развивается пояс кустарничково-лишайниковых горных тундр с фрагментами осоково-моховых горных тундр по плоским понижениям на склонах и водотокам. На склонах северной экспозиции тундры непосредственно граничат с горными северо-таежными лесами из *Larix cajanderi* Mayr с напочвенным покровом из лишайников. На склонах южной экспозиции, между лесами и тундрами, иногда замещая горные лиственничники, вклинивается полоса зарослей *Pinus pumila*. По долинам ручьев до высот 400 м над ур. м. поднимаются редкостойные лиственничные леса. Растительность горы Эломбал типична для большей части района, расположенной в пределах лесной зоны. В системе геоботанического районирования исследованная территория относится к подзоне гипоарктической (северной) тайги и лесотундры, в системе флористического районирования — к Анюйской провинции Бореальной флористической области (Юрцев, 1974). В лихенологическом отношении район совершенно не исследован. Из 125 видов лишайников, собранных нами в окрестностях горы, в лишайниковых лиственничниках был встречен только 51 вид, из них 17 эпифитов, 5 эпилитов, остальные — напочвенные лишайники. Преобладают бореальные и более распространенные в тундровом поясе арктоальпийские виды. Бедность видового состава, вероятно, можно объяснить плотностью покрова, образованного видами рода *Cladina*, препятствующего развитию других лишайников, и отсутствием каменистых обнажений, на которых могли бы развиваться эпилитные лишайники.

Мы подробно обследовали синузии в двух лесных сообществах.

1. Лишайниковый лиственничник в средней части крутого склона (30°) северной экспозиции. Лес тянется вдоль всего склона на расстояние около 2 км на высотах от 300 до 500 м над ур. м. Древостой сомкнутостью 0.4 представлен *Larix cajanderi* высотой около 10 м с диаметром ствола 12—25 см. Расстояние между деревьями — 5—10 м. Подлеска нет. Кустарничков мало. Возвышающиеся над лишайниками на высоту 10—20 см кустики *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Cassiope tetragona*, *Salix pulchra* и погруженная в лишайниковую подушку *Vaccinium vitis-idaea* вместе дают не более 5% проективного покрытия. Покрытие мохово-лишайникового яруса равно 100%, но мхи занимают менее 5% площади и в основном встречаются пятнами в более влажных понижениях. Высота яруса — 10—20 см. В верхней части склона лес все более изреживается и постепенно сменяется лишайниковой горной тундрой. Внизу он граничит с кустарничково-мохово-лишайниковым заболоченным лиственничником в пойме ручья.

2. Кустарничково-лишайниковый лиственничник на шлейфе и в нижней части склона южной экспозиции. Этот лес тянется от зарослей ольхи в долине ручья (высота — 400 м над ур. м.) до полосы кедрового стланика в средней части склона (высота — 500 м над ур. м.). Крутизна склона — 10°. Древостой образован лиственницей. Сомкнутость — 0.6. Средняя высота деревьев — 12 м, диаметр стволов — 15—25 см. В подлеске единичные кусты *Pinus pumila* высотой до 1 м. В травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*. Ярус лучше развит на положительных элементах микрорельефа. Высота яруса — 20—30 см, общее покрытие — 10—15%. Покрытие лишайникового яруса равно 100%, высота — около 10 см. В обоих лиственничниках основными эдификаторами напочвенного яруса являются кустистые лишайники родов *Cladina* (Nyl.) Harm. и *Cetraria* Ach., которые образуют синузии, довольно четко приуроченные к различным элементам микрорельефа.

На обследованных участках леса были учтены все встреченные на-

почвенные лишайниковые синузии (37 описаний), при этом пробная площадь описания, равная 1 м², практически равнялась площади синузии. Проективное покрытие видов оценивалось по нидоизмененной шкале Хульта-Сернандера, где баллы имеют следующие значения: + — покрытие менее 1%, 1 — от 1 до 6%, 2 — от 6 до 12%, 3 — от 12 до 25%, 4 — от 25 до 50%, 5 — от 50 до 75%, 6 — более 75% (табл. 1). Отмечалось также, насколько часто та или иная синузия встречается в сообществе. Наблюдения, проведенные при сборе и определении образцов эпифитных лишайников, позволяют сделать только предварительные выводы о синузиях эпифитных лишайников в лиственничнике, но, выделяя подобные синузии, мы все-таки попытались разместить их в рамках используемой классификационной схемы.

Описания лишайниковых синузий приведены в табл. 1 и 2. В таблицах формы роста лишайников, понимаемые нами по Клементу (Klement, 1955), обозначены символами: Cl — форма роста кладонии, Ce — цетрарии, Pe — пельтигеры, Pa — пармелии, Us — уснеи, AK — внешненакипная, SK — соредиознонакипная. В названиях унионов указаны характерные виды, а в названиях социететов — доминантные, по которым выделялись эти единицы.

Почти все описанные нами напочвенные синузии относятся к униону 1: Cladina rangiferina-C. arbuscula-Cetraria cucullata федерации кустисто-лишайниковых синузий (КЛ). Он характеризуется доминированием видов *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*. Часто встречаются *Alectoria ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Cetraria laevigata*, *Masonhalea richardsonii*, значительно реже — *Cladina mitis*, *Cladonia amaurocraea*, *C. chlorophaea*, *C. pyxidata*, *C. uncialis*, *Stereocaulon grande*, *Parmelia omphalodes*. Общее проективное покрытие — 100%. Высота растений около 10—15 см. Среднее количество видов в описании — 7. Накипные лишайники отсутствуют. Около 60% лишайников относятся к форме роста кладонии, 30% — цетрарии и 10% — уснеи и пармелии. Мхи единичны. Унион выделен по 35 описаниям. Синузии этого униона широко распространены в горных лиственничных лесах по всему Анюйскому нагорью. В окрестностях горы Эломбал они встречаются на крутых склонах северной экспозиции и более пологих южных склонах, в местообитаниях, характеризующихся умеренным увлажнением и большим количеством снега зимой. Все описанные синузии этого униона мы объединили в 10 социететов (табл. 1), из которых наиболее распространены 8.

Социетет А: Cladina stellaris. Синузии укрытых местообитаний на крутых северных склонах у границы леса. Встречаются также на ровных участках склонов южной экспозиции.

Социетет Б: Cladina stellaris-C. arbuscula-C. rangiferina. Характерен для склонов северной экспозиции, где встречается на положительных элементах рельефа и на ровных участках. На южных склонах встречается реже.

Социетет В: Cladina arbuscula-C. rangiferina-C. stellaris-Cetraria cucullata. Подобные синузии встречаются на склонах северной экспозиции: в нижней части склона — на положительных элементах рельефа, в верхней — на средних уровнях.

Социетет Г: Cetraria cucullata-Cladina rangiferina-C. arbuscula-Cladonia amaurocraea. Синузии этого социетета довольно редки в горных лишайниковых лиственничниках и встречаются там в неглубоких понижениях.

Социетет Д: Cladina arbuscula-C. rangiferina. Является показателем средних условий местообитания, так как в верхних частях склона северной экспозиции занимает более укрытые пониженные участки, а в нижней части южного склона, наоборот, встречается на повышениях.

Социетет Е: Cladina rangiferina-Cetraria cucullata. Синузии более характерны для пологих южных склонов, причем на повышениях увеличивается роль *Cetraria cucullata*, а в понижениях — *Cladina rangiferina* Покрытие *C. rangiferina* также возрастает ниже по склону.

ТАБЛИЦА 1

Лишайниковые синузии на почве

Форма роста	Федерация	Кустистолишайниковых синузий (КЛ)											ЛЛ
	Унион	1: Cladina rangiferina-C. arbuscula-Cetraria cucullata										2	3
	Социетет	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К		
	Экспозиция склона	С С Ю	Ю С С С С	С С С С С	С С	С С Ю Ю	Ю Ю С С С Ю	С С С С	С С Ю С	Ю	Ю	С	С
	Элемент микрорельефа	— — 0	+ 0 0 + +	0 0 0 + 0	— —	— — 0 +	— 0 0 + — +	+ + + 0	+ + + 0	+	—	—	+
Cl	*Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb.	1 + —	4 1 2 1 3	4 3 3 + 3	3 4	4 5 4 4	1 + 1 + — +	2 3 2 2	4 2 2 4	1	6	2	2
	C. rangiferina (L.) Harm.	+ 2 2	2 3 3 1 +	4 3 3 2 1	3 2	4 4 4 4	6 5 5 4 6 5	+ + 3 2	+ 1 2 2	1	+	—	+
	C. stellaris (Opiz) Brodo	6 6 6	5 5 5 5 5	3 3 2 4 3	2 1	1 1 — —	— 3 1 — 1 —	1 2 1 2	+ — — +	—	+	+	—
	Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	— — —	— — — — —	— — — — 1	3 3	1 — — —	— — — — — —	— — — —	— — — —	—	+	—	—
	Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer.	— + —	— — — — +	— — + — —	— +	— — — —	— — — + — —	— + — —	+ — — —	+	—	—	+
	Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	— — —	— + + 1 —	2 — — — 1	1 +	1 1 — —	+ — + — 1 —	2 — — +	— + — —	+	1	—	—
Ce	*Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach.	1 + +	1 2 3 3 3	2 3 4 4 4	2 3	3 2 — 3 3	+ — 1 4 2 4	5 5 5 5	— 2 3 3	6	—	2	2
	C. nivalis (L.) Ach.	1 + —	— — — 1 +	+ + + + 2	— 1	1 — — +	— — — 1 — —	— + — 2	4 5 4 3	—	1	3	3
	C. laevigata Rassad.	+ + +	2 + — — +	— + + — +	2 +	+ + 1 +	+ + 3 1 + +	+ + + —	2 + + +	+	—	+	+
	Masonhalea richardsonii (Hook. in Richardson) Kärnef.	— — —	— + — — —	+ — — — +	— +	+ — — —	— — + — — —	— — — —	— — — +	—	—	—	—
	Cornicularia divergens Ach.	— — —	— — — — —	— — — — —	— —	— — — —	— — — — — —	— + — —	— — — —	—	—	—	—
Us	*Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal.	— — —	— — — — +	+ 1 + — 1	— —	— — — —	— — — + — —	— + — —	+ + — —	—	—	4	1
	Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	— — —	— — — — —	— — — — —	— —	— — — —	— — — — — —	— — — —	+ — — —	—	—	—	1
Pe	*Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.	+ — —	— — — — —	— — + — —	— —	— — — —	— — — — — —	+ — — —	— — — —	—	—	—	4

Примечание. Элементы микрорельефа: + — положительные (бугорки, повышения у стволов, перегибы террасок, задерненные камни); — — отрицательные (ямки, понижения между камнями, укрытые места у основания террасок), 0 — средние уровни (ровный склон).

ТАБЛИЦА 2

Лишайниковые синузии на лиственницах

Форма роста	Федерации	КЛ	ЛЛ		НЛ	
	Унион	4	5	6	7	8
	Положение на дереве	К	С	В	С	В
Cl	*Cladina rangiferina* (L.) Harm.	++	—	—	—	—
	C. arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	++	—	—	—	—
	Cladonia bacillaris (Ach.) Nyl.	++	—	—	—	—
	C. botrytes (Hagen) Willd.	++	—	—	—	—
	C. bacilliformis (Nyl.) Vain.	+	—	—	—	—
	C. amaurocraea (Flk.) Schaer.	+	—	—	—	—
Ce	*Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray	—	—	++	—	—
	C. juniperina (L.) Ach.	—	—	+	—	—
	C. cucullata (Bellardi) Ach.	+	—	—	—	—
Us	*Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	+++	—	—
Pa	*Parmelia septentrionalis* (Lynge) Ahti	—	—	+++	—	—
	Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti	—	+++	++	—	—
	Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arnold	—	++	+++	—	—
	P. ambigua (Wulf.) Nyl.	—	++	++	—	—
	P. palescens (Hoffm.) Hillm.	—	+	+	—	—
AK	*Lecanora coilocarpa* (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	+++
	L. fuscescens (Sommerf.) Nyl.	—	—	—	—	++
	Biatora symmicta (Ach.) Fr.	—	—	—	++	++
	Mycoblastus sanguinarius (L.) Norm.	—	—	—	++	—
	Lecidea elaeochroma (Ach.) Ach.	—	—	—	—	+
SK	*Pertusaria panirga* (Ach.) Massal.	+	—	—	—	—
	P. multipuncta (Turn.) Nyl.	—	—	—	+	—
	Mycoblastus alpinus (Fr.) Kernst.	—	—	—	+	—

Примечание. К — комель, С — ствол, В — ветви, + — редко, ++ — обычно, +++ — массово.

Социетет Ж: Cetraria cucullata-Cladina arbuscula. Более характерен для положительных элементов рельефа на крутых северных склонах.

Социетет З: Cetraria nivalis-Cladina arbuscula-Cetraria cucullata. Синузии этого социетета приурочены к небольшим повышениям в верхней части крутого северного склона на границе с тундрой, причем чем больше повышение, тем больше покрытие *Cetraria nivalis* и меньше покрытие *Cladina arbuscula*.

Единичными описаниями представлены два социетета. Социетет И: Cetraria cucullata встретился в нижней части склона южной экспозиции на положительных элементах рельефа, а социетет К: Cladina arbuscula — на отрицательных.

Одна из описанных нами синузий относится к униону 2: Alectoria ochroleuca-Cetraria nivalis той же федерации кустисто-лишайниковых синузий. Синузии этого униона характерны для горных тундр района и представлены здесь довольно широко. В лишайниковых лиственничниках они встречаются редко и только в самых верхних предтундровых участках, как правило, в укрытых заснеженных местах у каменных развалов. Покрытие лишайников достигает 100%. Мхов нет. Преобладают лишайники форм роста уснеи — 50% и цетрарии — 40%, остальные относятся к форме роста кладонии. Высота растений 5—10 см.

Еще одна синузия относится к униону 3: Asahinea chrysantha-Cetraria nivalis федерации листоватолишайниковых синузий (ЛЛ). Синузии этого униона также более характерны для горных тундр, где развиваются обычно на малоподвижных каменистых осыпях. Мы обнаружили ее у верхнего края леса на внедрившейся в лиственничник осыпи. Покрытие лишайников 100%. Мхов нет. Господствуют листоватые и кустистые лишайники форм

роста пельтигеры — 40%, а также пармелии — 10%, кладонии — 10%, уснеи — 10%, цетрарии — 30%. Высота растений около 5 см.

Эпифитная лишайниковая растительность на деревьях представлена в лиственничнике синузиями пяти унионов, относящихся к трем федерациям (федерации КЛ, ЛЛ синузий и федерации синузий накипных лишайников — НЛ). Размеры эпифитных синузий на стволах обычно не превышают 1 дм², а лишайниковые синузии на ветвях обычно еще меньше.

К федерации КЛ относятся синузии униона 4: Cladina arbuscula-Cladonia bacillaris-C.botrytes-Cetraria cucullata, характерного для валежника и оснований стволов лиственниц. Общее проективное покрытие около 70%. Высота растений 2—4 см. Преобладающей формой роста является форма роста кладонии — 80%, лишайников формы роста цетрарии — 20%.

В федерации ЛЛ выделилось два униона.

5: Parmeliopsis hyperopta-Hypogymnia bitteri. Синузии этого униона характерны для стволов лиственниц до высоты около 2 м. Проективное покрытие около 80%. Высота растений до 1 см. Все лишайники формы роста пармелии. Аспектирует *Hypogymnia bitteri*.

6: Cetraria pinastri-Parmelia septentrionalis-Bryoria simplicior. Подобные синузии характерны для ветвей лиственниц в нижней части кроны. Общее покрытие — 100%. Высота растений до 1 см. Преобладают лишайники форм роста пармелии — 50% и уснеи — 40%, лишайников формы роста цетрарии — 10%. Аспектирует *Bryoria simplicior*.

В федерации синузий НЛ также два униона.

7: Biatora symmicta-Mycoblastus sanguinarius. Синузии этого униона встречаются на стволах лиственниц между синузиями униона Parmeliopsis hyperopta-Hypogymnia bitteri. Проективное покрытие около 80%. 70% лишайников относятся к внешненакипной форме роста, а 30% — к соредиознонакипной. Аспектирует белое слоевище видов рода *Mycoblastus*.

8: Lecanora coilocarpa-L. fuscescens-Biatora symmicta. Подобные синузии встречаются между синузиями униона Cetraria pinastri-Parmelia septentrionalis-Bryoria simplicior на тонких ветвях лиственниц в нижней части кроны. Проективное покрытие около 80%. Все лишайники относятся к внешненакипной форме роста.

В лишайниковых лиственничниках района были также встречены единичные эпифитные лишайники, растущие на мхах *Icmadophila ericetorum*, *Pertusaria dactylina*, *P. panirga*, *Mycoblastus alpinus*.

Таким образом, все лишайниковые синузии в горном лишайниковом лиственничнике объединены нами в 8 унионов, относящихся к 5 федерациям. Основным в лиственничнике является унион Cladina rangiferina-C. arbuscula-Cetraria cucullata, синузии которого целиком слагают напочвенный ярус. Этот унион разделен нами на 10 социететов, отражающих разнообразие условий местообитания на различных элементах микрорельефа.

Следует отметить, что при изучении лиственничных лесов на Северо-Востоке СССР необходимо проводить детальное исследование лишайниковых, и особенно напочвенных лишайниковых, синузий. Мы обследовали только два небольших участка лиственничников с довольно однородными условиями среды и с бедным флористическим составом и потому смогли ограничиться небольшим количеством описаний. Изучение же лишайниковых синузий более сложных типов леса потребует описания большого количества площадок и применения математических методов их обработки. Это значительно увеличит достоверность полученных результатов. Достижению этих же целей должно способствовать возможно более полное и тщательное выявление флоры, а также применение точных методов учета при изучении экологии лишайников и факторов среды.

ЛИТЕРАТУРА

Бязров Л. Г. 1969. Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья. Бот. ж., 54, 2. — 1970. Синузии эпифитных лишайников

в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР. Бот. ж., 55, 8.
Еленкин А. А. 1904. Лишайниковые формации в Саянах. Тр. Петерб. общ. естествоисп., 35, 1—2.
Клюкин Н. К. 1970. Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. М.
Корчагин А. А. 1976. Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 5.
Миняев Н. А. 1963. Структура растительных иссоциаций.
Окснер А. М. 1927. До вивчення флори обрісникі в каменястих виході в Украіни. Вісн. Київськ. бот. саду, 5—6.
Сочава В. Б., Б. Н. Городков. 1956. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, I.
Сукачев В. Н. 1950. О некоторых основных вопросах фитоценологии. В кн.: Проблемы ботаники, 1. М.—Л.
Трасс Х. Х. 1964. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. В кн.: Изучение растительного покрова о. Саарема. Тарту. — 1966. Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников. Уч. зап. Латв. гос. унив., 74, Ботаника, 2. Рига.
Шило Н. А. 1970. Рельеф и геологическое строение. В кн.: Север Дальнего Востока. М.
Щербаков И. П. 1975. Лесной покров Северо-Востока СССР.
Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.
Barkman J. J. 1958. Phytosociology and ecology of criptogamic epiphytes.
Du Rietz G. E. 1965. Biozönosen und synusien in der Pflanzensoziologie. Biosoziologie. Ber. über intern. sympos. in Stolzenau/Weser, 1960.
Frey E. 1924. Die Berücksichtigung der Lichenen in der sociologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel.
James P. W., D. L. Hawksworth, F. Rose. 1977. Lichen Communities in the British Isles: A Preliminary Conspectus. Lichen Ecology.
Kershaw K. A. 1974. Studies on lichen-dominated systems. X. The sedge meadows of the coastal raised beaches. Can. J. Bot., 52, 8.
Kershaw K. A., D. W. Larson. 1974. Studies on lichen-dominated systems. IX. Topographic influences on microclimate and species distribution. Can. J. Bot., 52, 8.
Klement O. 1955. Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repert., 135. — 1959. Zur Soziologie subarktischer Flechtengesellschaften. Nova Hedwigia, 1, 2.

Ленинградский государственный университет.

Получено 14 VI 1978.

S U M M A R Y

In the course of studying lichen larch forest the whole diversity of on-soil lichen synusia, formed mainly by species of the genus *Cladina*, has been reveiled. An attempt to classify them has been made. All the synusia pertain to 2 federations and 3 unions. Within one union societets are isolated. Pilot results of the study of epiphytic lichen synusia on larches are presented. Two tables give lists of 35 lichen species encountered in synusia studied (given according the projective cover of these species).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (093.32) : 581.5+581.84 (47+57)

В. К. Василевская

РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ В СССР

V. K. VASILEVSKAYA. DEVELOPMENT OF ECOLOGICAL ANATOMY IN THE U. S. S. R.

Освещаются основные этапы и направления работ по экологической анатомии, обсуждаются приспособительные признаки анатомического строения, возникшие в результате естественного отбора в определенных условиях среды.

Первые 10—15 лет после Великой Октябрьской социалистической революции анатомы-экологи исследовали главным образом строение листа различных видов растений лесостепной и степной зон в зависимости от условий освещения и водоснабжения. Направление работ анатомов определил К. А. Тимирязев, призвавший ученых изучать «борьбу» растения с засухой.

Ботаники, имена которых ныне широко известны, начинали свою деятельность в этот период; они исходили из принципа взаимосвязи строения органа и его функций.[1]

Большое влияние на развитие представления о строении листа, противостоящего засухе и инсоляции, оказали исследования В. Р. Заленского (1904). Разработанный им метод количественного анализа признаков нашел широкое применение в анатомических работах. В. Р. Заленский полагал, что строение верхних листьев формируется под влиянием отводящих токов и что они обладают признаками, сходными с таковыми у листьев растений того же вида, произрастающих на освещенных полянах. Такое строение обеспечивает возможность более интенсивных фотосинтеза и транспирации.

Выводы В. Р. Заленского подтвердили и расширили В. Г. Александров (1922, 1923), Александров и др. (1924, 1926, 1930), П. А. Баранов (1923, 1925), Ф. Д. Сказкин (1938) и др.

Б. А. Келлер (1929, 1934, 1935) и Б. А. Келлер с сотрудниками (1929) внесли новый принцип в экологические исследования, указав на необходимость сравнения растений родственных видов. Е. И. Проскоряков и др. (1929) сравнивали строение листьев лесных и степных видов, относящихся к одному роду.

Н. А. Максимов (1926, 1944), а вслед за ним многие физиологи и анатомы в качестве особо важных признаков, обеспечивающих засухоустойчивость растений и названных ксероморфными, признали мелкоклеточность, большое число устьиц, густую сеть жилок в листе, т. е. признаки, возникающие, по Заленскому, в листьях верхних ярусов. Однако некоторые ботаники обратили внимание на то, что перечисленные признаки характерны и для растений, испытывающих действие различных факторов, тормозящих рост (Туманов, 1926; Поплавская и др., 1935). Мелкоклеточ-

[1] Я не перечисляю все опубликованные за этот период статьи; в ряде цитируемых работ есть обширная библиография, см. например: Р. Я. Пленник (1976), З. А. Новрузова (1977), К. А. Соболевская (1977), и др.

ность и большое число устьиц характерны, например, для гигрофитов (Радкевич, 1934а; Поплавская, 1937). Неудивительно поэтому, что ряд авторов констатировали следующее: «признаки Заленского» не всегда совпадают с проявлением засухоустойчивости (Якушина, Вавилов, 1912; Сказкин, 1938, и др.). Сам Заленский не считал, что засухоустойчивое растение должно иметь весь комплекс установленных им признаков. Критикуя В. В. Колкунова, который тщетно пытался создать засухоустойчивые сорта, отбирая растения по признаку мелкоклеточности эпидермы и устьиц, В. Р. Заленский (1922) указывал на то, что у ксерофитов необходимо выделить несколько биологических групп, у которых решающими в борьбе с засухой могут быть разные признаки.

К этому же периоду относятся работы В. Н. Любименко и Т. Форш (1923), показавшие, что эволюция растений в различных условиях освещения привела к образованию нескольких экологических типов, отличающихся морфологическим и анатомическим строением листа и пластид и содержанием хлорофилла. Активность физиологических процессов и роста растений достигает максимума у разных типов при различных условиях освещения. Наличие столбчатой ткани является приспособлением к яркому освещению, губчатой — к более диффузному свету (Иванов, 1946).

В настоящее время хлоропласты свето-и тенелюбивых растений исследуются с помощью электронного микроскопа (Гамалей, Куликов, 1976, и др.). Было выяснено, что в семействе маревых — особый тип строения хлоренхимы и хлоропластов. Строение листовых органов у представителей этого семейства детально исследуется в связи с типом их фотосинтеза, экологией и систематикой (Вознесенская, 1976; Бутник, 1977).

Под влиянием А. Шимпера ряд европейских ученых полагали, что в условиях избыточного освещения и недостаточного водоснабжения растения должны ограничивать транспирацию. Решающую роль при этом придавали толщине кутикулы, малому числу погруженных устьиц.

Большая заслуга советских ботаников состоит в том, что они доказали, что различные систематические группы приспосабливаются к интенсивному освещению и засухе разнообразными путями и это связано также с историей расселения вида и условиями обитания.

Большую роль в развитии экологической анатомии сыграло создание в 1920 г. в г. Ташкенте государственного университета. Его сотрудниками были известные ученые и организаторы экологических исследований большого масштаба. Возглавляли эту работу зоолог Д. Н. Кашкаров, ботаники П. А. Баранов, Е. П. Коровин, И. А. Райкова.

П. А. Баранов, Е. А. Мокеева, О. Н. Радкевич и их ученики дали эколого-анатомическую характеристику различных жизненных форм растений, обитающих в солнечных условиях горных осыпей (Баранов, 1923, 1925), и омброфитам широколиственных лесов (Мокеева, 1927), опираясь на изучение строения не только листа, но и осевых органов. О. Н. Радкевич (1926, 1928), изучая анатомию трав и подушковидных кустарничков, исследовала строение их надземных и подземных органов; строение стелы она рассматривала в связи со строением органов всего побега и фазой онтогенеза растения. Эта ее работа, равно как и работы В. Г. и О. Г. Александровых (1932), до настоящего времени используются при характеристике растений-подушек и при обсуждении эволюционных изменений стелы, наступающих с изменением жизненной формы растения.

В конце 20—30-х годов для изучения и освоения территории в Средней Азии и за полярным кругом были созданы стационары, что резко повысило уровень экологических исследований; наблюдения и изучение растений в природных условиях стали более продолжительными, охватывали все фазы их развития. Плодотворное влияние на работу экологов-анатомов оказала возможность тесного контакта с учеными различных специальностей — почвоведами, геоботаниками, физиологами и др. На стационарах в Каракумах, Копетдаге, Каратау и на Памире анатомы начали работать с 30-х годов.

О. Н. Радкевич (1934б) и В. К. Василевская (Радкевич, Василевская, 1933) выявили, что строение растений Каракумов разнообразно, и объяснили это разным систематическим положением растений, а также различиями в развитии их корневых систем, в водном режиме, в засоленности грунтовых вод, и условиями вегетации в разные сезоны. У эфемеров было обнаружено наличие в листе мезоморфных признаков, которые рассматривались как результат их вегетации в весеннее время. Позже этот факт получил более глубокое освещение. Строение листа однолетних растений было сопоставлено с историей формирования вида (Убайдулаев, 1959; Нечаева и др., 1973).

У хорошо приспособленных к вегетации в летний жаркий период афилльных древесных растений были выявлены глубоко различающиеся типы побегов — фотосинтезирующие, опадающие осенью, частично летом, и ростовые, становящиеся многолетними. Ежегодное отмирание большей части фотосинтезирующих побегов и верхушек у ростовых побегов вызывает у древесных растений пустыни очень раннее — в 2—3 годичных стеблях — образование ядра и корки (Шубина, 1958).

В 30-е годы внимание анатомов вновь привлекло явление партикуляции, сильно выраженное у многолетних трав и полукустарников — ландшафтных растений засушливых областей Средней Азии (Радкевич, Шубина, 1935). Позже изучению этого процесса было посвящено немало исследований, показавших, что партикуляция — широко распространенное явление; она — результат возрастных изменений растения, степень ее развития определяется соотношением процессов отмирания и возобновления побегов (Козлова, 1953), а также развитием твердых и мягких тканей (Василевская, Шокина, 1968). В разных экологических условиях биологическое значение партикуляции различно.

Исследования по влиянию отмирания побегов на строение материнской оси, выполненные под руководством О. Н. Радкевич, особенно убедительно свидетельствуют о взаимосвязях между органами растения; они показали необходимость при изучении закономерностей анатомического строения наблюдений за заложением, формированием и отмиранием органов. Вместе с тем изучение партикуляции привело к заключению, что с возрастом у многолетнего растения уменьшается его целостность, живые ткани стебля разъединяются мертвыми, иногда отмирает главный корень, партикулы продолжают жить в связи с образованием придаточных корней.

На Памире инициатором разнообразных ботанических исследований, в том числе эколого-анатомических, был П. А. Баранов. Стационар Чечекты на высоте 3600 м над ур. м. организовала И. А. Райкова — большой знаток Памира; ее помощь ботаникам, начинающим работать в высокогорной пустыне, трудно переоценить.

Проведенные в Каракумах, Бетпакдале и на Памире исследования позволили сопоставить строение растений жарких и холодных пустынь. Общими признаками в строении их листьев являются изопалисадность, плотная сомкнутость в основном мелкоклеточных тканей, тонкая кутикула у листопадных видов, утолщенные стенки эпидермы за счет отложения пектиновых веществ. Экологическое значение кутикулы разъяснили электронномикроскопические исследования; они показали, что приспособлением к засухе является не абсолютная толщина кутикулы, а сложное строение оболочки эпидермальных клеток в целом (Мирославов, 1974). В жаркой пустыне интенсивно идет процесс одревеснения — в стебле преобладают мертвые ткани с толстыми лигнифицированными оболочками. В холодной пустыне Памира ткани листа и стебля богаты запасными веществами, дифференциация тканей тормозится, даже в многолетнем стебле преобладают живые паренхимные элементы с целлюлозными и пектиновыми оболочками (Василевская, 1941); во вторичной древесине некоторых памирских «подушек» имеются сосуды со спиральными утолщениями (Меле, 1968).

После Великой Отечественной войны, но особенно в последние 10—

15 лет, исследования по экологической анатомии значительно расширились.

Анатомы-экологи стремятся понять процессы адаптации, с одной стороны, на основе углубленного знания общих закономерностей формирования анатомического строения в онтогенезе растения, с другой — в связи с систематическим положением, условиями возникновения и расселения того или иного вида.

Наблюдения за ростом листа у представителей флоры Туркмении и культивируемых в Ботаническом саду АН ТССР мезофитов выяснили, какие процессы приводят, в частности, к возникновению ксероморфной и мезоморфной структур листа. У мезофитов темп и продолжительность роста листа больше, чем у ксерофитов, преобладают антиклинальные деления, мезофилл рыхлый, число его слоев в 2—3 раза меньше, чем у ксерофитов, лист дорсовентральный. У ксерофитов в мезофилле периклинальные деления преобладают над антиклинальными, лист толстый, изопалисадный, рост его медленный и быстро прекращается, ткани плотные, что подтверждает мнение В. Г. Александрова и М. Шанидзе (1924) о большом значении уменьшения величины межклетников для устойчивости растений в условиях водного дефицита. Рост листа происходит у растений обоих типов ранней весной, поэтому разницу в темпах их развития и в строении естественно было бы объяснить наличием у них глубоких генетических различий, проявляющихся и в формировании листа. У представителей родов, эволюционировавших с неогена, в условиях прогрессирующей сухости возник особый тип строения листа как результат изменения растения в целом. Эта работа подтвердила вывод А. Н. Северцова о том, что в природе совершается отбор организмов не с отдельными адаптивными признаками, а с адаптивным типом онтогенеза (Василевская, 1954, 1965).

Поскольку строение листа отражает адаптивный тип онтогенеза растения, возникший в процессе естественного отбора, оно обладает наследственной стойкостью. Представление о большой изменчивости строения листа сложилось в связи с том, что анатомы учитывали лишь ярус расположения листа, но не всегда обращали внимание на то, в какой фазе онтогенеза растения лист заложился. В настоящее время известно, что в онтогенезе строение листьев изменяется прежде всего вследствие внутренних закономерностей организма (Кренке, 1940; Кондратьева-Мельвиль, 1963; Василевская, Кононенко, 1972). Строение листьев сохраняет удивительное сходство у некоторых растений, произрастающих в весьма различных условиях, но одновозрастных и находящихся в одинаковой фазе онтогенеза; особенно это проявляется у древесных растений, листья которых формируются в почке (Джумабаева, 1976).

Методически правильно поставленные исследования позволяют по анатомическому строению листа судить о степени адаптации растения к определенным условиям обитания, об отличиях видов в пределах рода и, что особенно ценно, об истории расселения вида и об экологии его предков (Шилова, 1967; Быкова, 1969; Досужева, 1969, и др.). Интересные работы выполнены Е. В. Тюриной (1975). Сравнивая строение семядолей и листьев в ювенильной и генеративной фазах у некоторых зонтичных, она убедительно показала, что по строению листа можно судить об условиях обитания предковых форм вида, о степени его адаптации к определенным условиям и пластичности. В практике работ по культивированию растений для выбора наиболее ценных видов и экотипов уже используются признаки анатомического строения листа (Тышкевич, 1975, 1976, и др.).

Большого объема работа, давшая интересные результаты, была проведена В. Г. Николаевским (1972, 1976а, б) по изучению экологической специализации анатомического строения листа более 200 видов злаков. У представителей подсем. *Festucoideae* приспособление шло по пути защиты листа в период засухи против лишней потери воды, а в периоды, более благоприятные, хорошо развитая проводящая ткань и обилие устьиц, напротив, обеспечивают интенсивное испарение. Представители подсем. *Chloridoideae* имеют в листьях значительный объем водозапасающих

тканей. У представителей подсем. *Panicoideae* заметно выражены приспособлении, защищающие хлоренхиму от сильного света и позволяющие запасать воду. Авторы подчеркивают, что у злаков в пределах близких в филогенетическом отношении ветвей приспособление к факторам среды даже одной и той же экосистемы шло разнообразными путями. Две линии экологической специализации видов к одинаковым условиям среды выявлены также в подсем. *Prunoideae*.

Опираясь главным образом на строение листа, анатомы охарактеризовали строение растений различных зон СССР.

На разных высотах Центрального Кавказа изучены представители 70 видов из 20 семейств (Иванская, 1975, 1977). В альпийском поясе автор устанавливает наличие криоксерофитов, криомезофитов и криогигрофитов. У представителей различных экологических групп на верхнем пределе произрастания анатомическое строение изменяется несколько различно. В субнивальном поясе у растений дифференциация обрывается на ранних стадиях, ускоряется дифференциация тканей коры.

Работа большого масштаба была проведена в Азербайджане З. А. Новрузовой (1977). Строение древесины исследованных 300 видов древесных и полудревесных растений, обитающих в различных условиях, сопоставлено с их систематической принадлежностью и экологическими факторами, под влиянием которых протекало их формирование. Виды, древесина которых характеризуется как примитивными, так и продвинутыми признаками, обладают высокой пластичностью. Автор присоединяется к мнению тех, кто считает, что приспособление растений к условиям среды совершается в связи с адаптивным изменением ритма роста органов, продолжительностью камбиальной деятельности, скоростью дифференциации тканей.

В Грузии формирование древесины в зависимости от экологических условий изучал Э. Д. Лобжанидзе (1978).

Педагогическая работа в колледже г. Бомако (Мали) дала возможность Б. Р. Васильеву (1972) изучить строение растений саванны Западной Африки. Его материал и литературные сведения позволили ему выделить основные типы анатомического строения пластинки листа у двудольных и установить наличие корреляций в развитии ряда признаков строения. В анатомическом строении листа некоторых видов явно проявляется сходство с растениями тропического дождевого леса, что несомненно доказывает, что эти виды, ныне обитающие в саванне, — выходцы из леса.

Изучение различных видов растений аридных условий, сохраняющих в какой-то степени мезоморфные черты строения, привело к выводу о том, что при их адаптации к этим условиям прежде всего совершается редукция площади листа, в то время как анатомическое строение дольше сохраняет предковые черты.

При прохождении аспирантуры в Ленинградском государственном университете Сидибе Каба исследовал анатомическое строение листа 64 видов древесных растений из 25 семейств двудольных тропического дождевого леса Гвинеи, что позволило составить характеристику листа этой зоны (Сидибе Каба, Васильев, 1977).

Изучение анатомического строения представителей различных систематических групп растений, обитающих в Арктике, было проведено В. В. Вихиревой-Васильковой (1966), Р. П. Барыкиной и Л. В. Кудряшовым (1973). Лист этих растений гипостоматного типа, мезофилл их рыхлый, что резко отличает этот экологический тип от ксерофитов.

Исследование строения листа растений, обитающих в весьма различных условиях, выявили, что отбор растений с мелкоклеточными листьями происходит в пустынях, саванне, высокогорьях и даже в тропическом лесу, где растения испытывают недостаток в минеральном питании. Эти факты позволяют утверждать, что мелкоклетность адаптивна в различных неблагоприятных условиях.

Весьма своеобразные исследования были проведены в Арктике, а также в других зонах по изучению темпа и ритма заложения метамеров побега в период его внутрипочечного развития (Шилова, 1967, 1977). Изучение

этих процессов у представителей 40 видов различных родов показало, что ритм и темп заложения органов в почке отличаются от такового в период открытого роста побега. Заложенне листовых зачатков в почке у некоторых арктических видов прерывается паузами различной продолжительности. Другие виды способны к заложению большого числа листовых зачатков в короткий отрезок времени. Процессы внутрипочечного формирования иобега дают сведения о происхождении вида. Исследования Н. В. Шиловой еще раз убеждают нас в том, что в природе совершается отбор растений с адаптивным типом онтогенеза и такие типы могут быть различны в зависимости от генетических особенностей растений и условий зарождения вида.

Формированне почки у видов умеренного климата в связи с ритмом сезонного развития побегов изучала Г. М. Борисовская (1971). Она выявила значение строения различных листовых органов почки для формирования структуры стебля, адаптивное значение определенного типа строения почек не только к условиям зимы, но и короткого лета.

Анатомы немало работали над проблемой жизненных форм. Детально охарактеризовано строение стебля подушек (Радкевич, 1928; Меле, 1968; Жоголева, 1971), лиан (Баранов, 1960, и др.), кустарничков (Сенянинова-Корчагина, 1949), полукустарников (Козлова, 1953). В работах по лианам, основанным на изучении ряда родов (Михайловская, 1953; Соколова, 1973) и даже семейств (Камилова, 1974; Оганезова, 1975), обсуждается вопрос об эволюционном преобразовании этой жизненной формы. В этих работах продемонстрирована древность древовидных неспециализироианных лиан и легкость перестройки их слабого стебля как в прямостоячее дерево, так и в многолетнее травянистое растение.

Н. А. Козлова (1953) показала гетерогенность типа полукустарников, возникших в одних родах от многолетних травянистых, в других — от кустарников; она также обратила внимание на то, что на продолжительность жизни растения оказывает влияние соотношение вегетативных и генеративных побегов. Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1961, 1963, 1969) описала формирование строения стебля в ювенильной фазе трех видов древесных растений и на протяжении всего онтогенеза у 20 видов однолетних двудольных травянистых. На эти работы следует опираться при характеристике определенных жизненных форм.

В большой работе, посвященной характеристике травянистых растений и проблеме их эволюционного положения, Л. Е. Гатцук (1976) пришла к выводу о том, что анатомы не могут дать резко отличающихся характеристик для древесного и травянистого растений, основанных иа небольшом числе признаков, и высказала мысль о неправомочности этого метода для изучения эволюции жизненных форм; нельзя предъявлять нереальные требования к анатомии — по небольшому участку междоузлия определить точно жизненную форму.

Можно отметить ряд положений, к которым привели исследования анатомов, представляющих ценность для характеристики жизненных форм и освещения проблемы их эволюции. Бесспорно доказано, что закономерности строения побега — общие для деревьев и травянистых растений, хотя в онтогенезе у деревьев переход к кольцевому строению стелы совершается быстрее. Эти данные свидетельствуют о единстве происхождения биологически столь различных растений. Редукция камбия явно коррелирует с переходом растения в генеративную фазу; если переход осуществляется в онтогенезе рано, стебель имеет пучковую структуру, но если вегетативная фаза продолжительна, строение стебля травянистого растения часто очень сходно с древесным. Однако анатомический анализ узла побега, например подсолнечника, обладающего древесным типом строения стебля, в начале генеративной фазы по отмиранию пазушной почки позволит заключить, что это травянистое растение.

Некоторые виды травянистых растений с кольцевой стелой можно отличить от древесных по отсутствию радиальных лучей. В хорошо анатомически изученных таксонах наиболее древние виды — деревья

(Яценко-Хмелевский, Гзырян, 1954; Яценко-Хмелевский, 1967). Знания строения древесины представляют большую и ценную информацию, используемую при обсуждении филогенетического уровня того или другого таксона и жизненной формы его представителей.

Меньше анатомических работ, специально посвященных адаптивным признакам в строении корней. К. Е. Цхакая (1965), обнаружив изменения ряда признаков строения стелы корня под влиянием условий обитания, критикует укоренившееся в анатомии представление о консервативности структуры корня. Л. А. Лебеденко (1962) выявила ряд важных адаптивных признаков в древесине корня. И. С. Михайловская (1972) изучала заложение и развитие ризогенных корней и высказала интересную мысль о том, что их развитие омолаживает растение. В. С. Пирогов (1967, 1968) изучил строение корней скальных растений. Э. Г. Бирюлева (Бирюлева, Василевская, 1968) исследовала контрактильную деятельность корня ряда видов многолетних трав.

В некоторых отделениях АН СССР и Академий наук союзных республик в анатомо-экологических исследованиях принимают участие и специалисты других областей ботаники с целью освещения ботанико-географической принадлежности ряда родов и видов, уточнения вопросов систематики, выявления наиболее ценных для народного хозяйства экотипов. В этом плане хорошим примером служит работа Лаборатории морфологии, анатомии и цитоэмбриологии растений Института ботаники АН УзССР, руководимая Д. К. Саидовым.[2] Основное направление работ этой лаборатории — выявление структурных приспособлений и их эволюционного значения у большого числа видов кормовых и сырьевых растений (семейства маревых, бобовых и сложноцветных) к аридным условиям обитания.

Изучение строения покровов плодов позволило выявить причины различной всхожести и продолжительности жизни их семян, а также сделать выводы об уровне филогенетического развития изученных видов (Бутник, 1972 и др.); в этом же плане сделаны выводы на основании изучения зародышей (Бутник, 1974). По темпу роста и формирования первичной проводящей системы описаны два эволюционных типа развития проростков (Бутник, 1974, 1977, и др.); изучены морфогенез и анатомия осевых органов представителей различных жизненных форм (Бутник, Саидов, 1971; Пайзиева, 1976, и др.), специально изучались формирование почек возобновления (Пайзиева, 1976), строение всасывающих корней (Рожановский, 1973).

В процессе изучения онтогенеза растений выявлены степень ксероморфности и диагностические признаки у близкородственных видов изеня, терескена (Бутник, Саидов, 1971) и у экоформ кейреука. Накоплен большой материал, объясняющий появление в онтогенезе маревых чрезвычайно интересного и сложного явления — поликамбиальности; обсуждается его филогенетическое и приспособительное значение в аридных условиях (Бутник, 1977). В лабораторных, вегетационных и полевых опытах изучается влияние различных типов солей и их разных доз на формирование и анатомическое строение вегетативных органов видов солодки (Шамсувалиева, Саидов, 1973).

В АН УзССР интенсивно ведутся исследования по морфологии и анатомии видов хлопчатника и родственных родов из семейств *Malvaceae*, *Bombaceae* (Дариев, 1971, 1972; Дариев, Василевская, 1977). Лист у представителей ряда видов хлопчатника в связи с «завоеванием» им засушливых

---

[2] Многочисленные работы сотрудников этой лаборатории опубликованы в «Узбекском биологическом журнале» и сборниках: «Полезные дикорастущие растения Узбекистана» (1968), «Структурные и функциональные особенности полезных дикорастущих растений Узбекистана» (1970), «Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана» (1972), «Морфогенез растений аридной зоны» (1973), «Морфологические особенности дикорастущих растений Узбекистана» (1974), «Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана» (1976), «Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана» (1977).

территорий ксерофилизовался, однако в его мезофилле стойко сохраняется губчатая ткань, что свидетельствует о зарождении этого рода во влажном тропическом климате; и это подтверждается строением стебля его древесных видов. У деревьев ювенильной фазы древесина фикусоидного типа, но с возрастом количество древесной паренхимы уменьшается, у малолетних кустарников, возникновение которых связано с более сухим климатом, древесина со скудной паренхимой. Сопоставленис признаков жизненной формы, строения спермодермы и вегетативных органов у видов рода *Gossypium* создает представление об их изменении по мере ксероморфоза рода.

Большие работы по комплексному изучению полезных растений проводятся также в Сибирском отделении АН СССР. Например, Р. Я. Пленник (1976), изучая многочисленные виды родов *Astragalus* и *Oxytropis* Юго-Восточного Алтая, уточнила их приуроченность к высотным поясам, описала жизненные формы, анатомическое строение зародыша, проростка, взрослого растения, что позволило ей выявить приспособительные особенности видов различных эволюционных уровней. По мнению К. А. Соболевской (1977), исследования анатомов (Тюрина, Пленник и др.) помогли осветить историю формирования ряда видов, углубить их экологическую характеристику и выяснить, какие виды наиболее перспективны для интродукции в определенные районы Сибири.

За 60 лет советские анатомы-экологи провели работу большого масштаба. Основные положения современной экологической анатомии, которыми следует руководствоваться в дальнейших исследованиях, следующие.

Адаптация растений — процесс весьма сложный. Для его понимания необходимо изучать ритм и темп формирования структуры в онтогенезе растения в целом или хотя бы в его органах.

Анатомические исследования должны опираться на морфологические, которые позволят в большей степени создать представление об организме в целом, а также на работы геоботаников.

Работы по экологической анатомии подтверждают представление о том, что видообразование основано на отборе форм с наиболее адаптивным типом онтогенеза, при котором могут сохраняться некоторые предковые черты строения.

Причины разнообразия путей приспособления растений различных видов следует искать не только в специфике внешней среды, но и в истории формирования вида и его систематическом положении.

Для выяснения наиболее важных адаптивных признаков к определенным условиям обитания необходимо изучать строение большого числа видов из различных семейств.

Работая по такой программе, анатом-эколог может сделать вывод не только о том, какие признаки в строении растения адаптивны, но и о степени изменения анатомического строения органов определенного вида, обитающего в данных условиях, по сравнению с видами, ближе стоящими к предковому типу, продемонстрировать степень отличия близких видов в пределах рода, констатировать наличие новых форм; эти данные необходимы для работ по рациональному использованию растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. 1922. Водный режим листвы мезофита. Вест. Тифл. бот. сада, 2. 1. — 1923. О пластичности листовой структуры у травянистых растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 55, 3.

Александров В. Г., О. Г. Александрова. 1932. О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 3, 2.

Александров В. Г., Л. И. Джапаридзе. 1930. О пределах пластичности листа. Изв. Глав. бот. сада, 29, 1—2.

Александров В. Г., К. Е. Цхакая. 1926. К проблеме о степени пластичности листа и о возникновении ксероморфной структуры. Тр. с.-х. оп. учр. Дона и Сев. Кавказа, 9.

Александров В. Г., М. Шанидзе. 1924. Об изменении в характере смыканий клеток рыхлой паренхимы листа под влиянием действия отводящих токов. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 54, 3.

Баранов П. А. 1923. Анатомическое исследование в группе ксерофитов. Бюлл. САГУ, 2. — 1925. Материалы к анатомии горных растений. Опыт сравнительно-анатомической характеристики горных ксерофитов и мезофитов. Бюлл. САГУ, 8. — 1960. Опыт анализа приспособительной эволюции лазающих растений. Тр. МОИП, 3.

Барыкина Р. П., Л. В. Кудряшов. 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. Бот. ж., 58, 3.

Бирюлева Э. Г., В. К. Василевская. 1968. Анатомо-морфологические исследования контрактильности корней. Мат. Междунар. симпоз.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.

Борисовская Г. М. 1971. Формирование листовых органов и их роль в развитии побега древесных растений. Автореф. канд. дис. Л.

Бутник А. А. 1972. Строение покровов плодов маревых. В кн.: Морфобиологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент.— 1974. Структурные типы семядолей маревых. В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. — 1977. К морфогенезу представителей сем. маревых *Chenopodiaceae*. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент.

Бутник А. А., Д. К. Саидов. 1971. Морфолого-анатомическое строение изени в онтогенезе. В кн.: Изень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент.

Быкова Н. Б. 1969. Анатомическое строение листа некоторых видов *Amygdalus* L. Бот. ж., 54, 2.

Васильев Б. Р. 1972. Типы анатомической структуры листьев древесных и кустарниковых растений западно-африканской сухой саванны. Мат. Междунар. симпоз.: Экофизиологическое обоснование продуктивности экосистем аридной зоны. Л.

Василевская В. К. 1941. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Ср. Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 14. — 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. — 1965. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Ср. Азии и Казахстана. Пробл. совр. бот., 2.

Василевская В. К., Л. А. Кононенко. 1972. Строение листа *Ziziphora clinopodioides* Lam. в зависимости от возраста побега и растения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.

Василевская В. К., Г. И. Шокина. 1968. Морфолого-анатомические особенности некоторых партикулирующих растений и методика их изучения. Мат. Междунар. симпоз.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.

Вихирева-Василькова В. В. 1966. Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. В кн.: Приспособления растений Арктики к условиям среды. Л.

Вознесенская Е. В. 1976. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*. II. Бот. ж., 61, 11.

Гамалей Ю. В., Г. В. Куликов. 1976. Структура хлоропластов у представителей семейства *Oleaceae*. Бот. ж., 61, 1.

Гатцук Л. Е. 1976. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. В кн.: Пробл. экол. морфол. растений. М.

Дариев А. С. 1971. Сравнительно-анатомическое исследование трибы *Hibisceae*. I. Строение листьев некоторых видов *Gossypium*. Бот. ж., 56, 6. — 1972. Сравнительно-анатомическое исследование видов трибы *Hibisceae*. III. Анатомическое строение листа видов рода *Cienfuegosia* Cav. Бот. ж., 57, 12.

Дариев А. С., В. К. Василевская. 1977. О жизненных формах в роде *Gossypium* L. Бот. ж., 62, 1.

Джумабаева Ш. Б. 1976. Морфологическое строение однолетнего побега и анатомия листа березы бородавчатой — *Betula pendula* Roth в окрестностях Караганды и Ленинграда. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3.

Досужева Т. В. 1969. Сравнительно-анатомическая характеристика листьев некоторых видов рода *Armeniaca* Mill. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9.

Жоголева Е. П. 1971. Анатомия узла у двух видов высокогорных подушковидных эспарцетов *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv. Бот. ж., 56, 5.

Заленский В. Р. 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политех. инст., 4, 1. — 1922. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока. Сельск. и лесн. хоз., 1—2.

Иванов Л. А. 1946. Свет и влага в жизни наших древесных пород.

Иванская Э. Н. 1975. К анатомической характеристике некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 6. — 1977.

Влияние высоты местообитания на строение высокогорных растений. ДАН СССР, 235, 6.
Камилова Ф. Г. 1974. О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных.
Келлер Б. А. 1929. О связи между общей длиной жилок и интенсивностью транспирации. Тр. бот. опыт. ст. им. Келлера, 1. — 1934. Основные установки и пути развития советской экологии. Сов. бот., 3. — 1935. Динамическая экология. Сов. бот., 5.
Келлер Б. А., Э. Ф. Келлер. 1929. Интенсивность транспирации и развитие сети жилок у *Atriplex verniciferum* и *A. canum* из засоленных и незасоленных культур. Тр. бот. опыт. ст. им. Келлера, 1.
Козлова Н. А. 1953. Анатомо-экологическая характеристика полукустарников Восточного Крыма. Бот. ж., 38, 4.
Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1961. Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. ж., 46, 11. — 1963. Развитие структуры проростка клена. Бот. ж., 48, 2. — 1969. Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 3.
Кренке Н. П. 1940. Теория циклического строения и омолаживания растений.
Лебеденко Л. А. 1962. Сравнительно-анатомический анализ зрелой древесины корней и стволов некоторых древесных растений. Тр. инст. леса АН СССР, 1.
Липаева Л. И. 1952. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья. Бюлл. МОИП, отд. биол., 5.
Лобжанидзе Э. Д. 1978. Экология формирования древесины.
Любименко В. Н., Т. Форш. 1923. К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев. Изв. педагог. инст. им. Лесгафта, 6.
Максимов Н. А. 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Тр. по прикл. бот., Приложение 26. — 1944. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. Тимирязевские чтения, 4.
Меле Л. А. 1968. Особенности вторичного роста некоторых растений-подушек Восточного Памира. Автореф. канд. дис. Л.
Мирославов Е. А. 1974. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений.
Михайловская И. С. 1953. Особенности приспособительной эволюции лимонника китайского. Уч. зап. Моск. пед. инст. им. Ленина, 73, 2. — 1972. Возрастные анатомо-морфологические изменения надземных органов желтой люцерны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 6—7, 1.
Мокеева Е. А. 1927. Сравнительно-анатомическое изучение некоторых близких видов из семейства зонтичных. Бюлл. САГУ, 46.
Нечаева Н. Т., В. К. Василевская, К. Т. Антонова. 1973. Жизненные формы растений пустыни Каракумы.
Николаевский В. Г. 1972. Анатомическая структура листа у злаков. Бот. ж., 57, 3. — 1976а. Количественно-анатомические параметры черешка и листовых пластинок некоторых видов сливовых (*Prunoideae*) в связи с их экологическими особенностями. Бот. ж., 61, 3. — 1976б. Пути структурной специализации в филогенезе сем. *Gramineae*. Мат. V Московского совещания по филогении растений.
Новрузова З. А. 1977. Формирование органов вегетативного побега древесных и кустарниковых растений.
Оганезова Г. Г. 1975. Об эволюции жизненных форм в семействе *Berberidaceae*. Бот. ж., 60, 12.
Пайзиева С. А. 1976. Формирование годичных побегов у представителей сем. маревых. В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент.
Пирогов В. С. 1967. Явление партикуляции в корнях некоторых растений скал и осыпей Центрального Кавказа. Уч. зап. Сев.-Осет. унив., 27, 5. — 1968. Структура корней мезофитов из рода *Draba* L. и некоторых других скальных растений. Бот. ж., 47, 2.
Пленник Р. Я. 1976. Морфологическая эволюция бобовых юго-восточного Алтая.
Поплавская Г. И. [и др.]. 1935. Очерки по экологии растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 64, 2. — 1937. Краткий курс экологии растений.
Проскоряков Е. И., М. К. Деулина, З. Т. Попова. 1929. Анатомия листа и интенсивность транспирации в пределах общего организационного плана развития различных экологических типов. Тр. бот. опыт. ст. им. Келлера, 1.
Радкевич О. Н. 1926. Развитие склеренхимы в осевых органах среднеазиатских гелиофитов. Бюлл. САГУ, 14. — 1928. Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 27, 4. — 1934а. Количественно-анатомический анализ листа риса, культивируемого в условиях различной влажности. В кн.: Вопросы экологии и биогеоценологии. Л. — 1934б. Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Ср. Азии. Ташкент.
Радкевич О. Н., В. К. Василевская. 1933. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Каракумы. Тр. по прикл. бот., 1, 1.

Радкевич О. Н., Л. Н. Шубина. 1935. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпакдала. Тр. САГУ, 8, 25.

Рожановский С. Ю. 1973. Особенности формирования всасывающих корней у полыней в условиях разных почв. В кн.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент.

Сенянинова-Корчагина М. В. 1949. К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, сер. геогр., 107, 5.

Сидибе К., Б. Р. Васильев. 1977. Анатомическое строение листа древесных растений тропического дождевого леса Гвинеи. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9.

Сказкин Ф. Д. 1938. К вопросу об анатомо-морфологическом изучении критических по отношению к недостатку воды в почве периодов у овса. Тр. конф. по почвовед. и физиолог. культ. раст., 4. Саратов.

Соболевская К. А. 1977. Пути и методы интродукции растений природной флоры в Сибири. В кн.: Интродукция растений в Сибири. Новосибирск.

Соколова Н. П. 1973. Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 1.

Туманов И. И. 1926. Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости. Тр. по прикл. бот., 16, 4.

Тышкевич Г. Л. 1975. Анатомическое строение листьев бука. В кн.: Интенсификация ведения сельского хозяйства. Кишинев. — 1976. Анатомическое строение листьев бука и влияние на него экологических условий. Экология, 4.

Тюрина Е. В. 1975. Анатомо-морфологическая изменчивость листа видов рода *Peucedanum* L. как показатель экологической эволюции. В кн.: Тез. докл. XII МБК, I : 267.

Убайдулаев А. 1959. Анатомо-экологические исследования эфемероидов и эфемеров предгорий западного Тяньшаня. Автореф. канд. дис. Ташкент.

Цхакая К. Е. 1965. Влияние внешних условий на анатомическое строение корня. В кн.: Пробл. бот., III.

Шамсувалиева Л. А., Д. К. Саидов. 1973. Влияние хлоирдно-сульфатного засоления на структуру надземных органов *Glycyrhiza glabra* L. В кн.: Вопросы солеустойчивости. Ташкент.

Шилова Н. В. 1967. Приспособление вечнозеленых кустарников к условиям Севера. — 1977. О внутрипочечном развитии травянистых многолетних растений острова Врангеля. Бот. ж., 62, 3.

Шубина Л. Н. 1958. Взаимоотношение отмирания и возобновления органов и тканей у деревьев и полукустарников в среднеазиатских условиях. Узб. биол. ж., 12.

Якушкина О., Н. И. Вавилов. 1912. Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами. Ж. опыт. агроном., 13.

Яценко-Хмелевский А. А. 1967. Анатомия растений. В кн.: Развитие биологии в СССР. М.

Яценко-Хмелевский А. А., М. С. Гзырян. 1954. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных. В кн.: Вопросы ботаники. Л.

Ленинградский государственный университет.

Получено 12 XI 1978.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.683.21(210.5)(265.53)

А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко

ДВА НОВЫХ ВИДА ИЗ РОДА *DRABA* (*BRASSICACEAE*) С ОХОТСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

A. P. KHOKHRJAKOV, A. N. BERKUTENKO. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *DRABA* (*BRASSICACEAE*) FROM THE OKHOTSK SEA COAST

Описываются два новых вида крупки — *Draba magadanensis* Berkut. et Khokhr. из окрестностей Магадана и *D. majae* Berkut. et Khokhr. с побережья внутренней губы Тайгоноса, родственные американским видам с северных Кордильер — *D. incerta* Payson и *D. paysonii* Macbr.

Северное побережье Охотского моря уже давно известно как область развития эндемизма. Отсюда были описаны такие своеобразные виды, как *Stellaria sibirica* (Regel et Til.) Schischk., *Poa almasovii* Golub, *Cardamine pedata* Regel et Til., *Conioselinum victoris* Schischk. В последнее время к ним прибавился еще ряд видов, характерных как для приморских скал и щебнистых склонов (*Elymus magadanensis* Khokhr., *E. boreoochotensis* Khokhr., *Saxifraga derbekii* Sipl.), так и для прибрежных гольцов, меньшая часть охотских эндемиков ограничена в своем распространении только побережьем (*Pedicularis ochotensis* Khokhr. — от Охотска до Магадана), другие же доходят до бассейна Колымы (*Pulsatilla magadanensis* Khokhr. et Worosch. — окрестности Магадана и пик Абориген на левобережье Колымы, *Cnidium olaense* Gorovoi et Pavlova — о. Завьялова и верхнее течение Олы). К числу прибрежно-гольцовых видов первого типа принадлежит вновь описываемая *Draba majae* Berkut. et Khokhr., представителем второго является *D. magadanensis* Berkut. et Khokhr.

1. **Draba majae Berkut. et Khokhr. sp. nova** (рис. 1). Planta perennis dense caespitosa vel pulvinata, caules rosulis foliorum diu persistentibus obtecti. Folia sublinearia vel anguste spathulata, 7—9 mm lg., 1—2 mm lt., integra plana vel fere carinata subtus pilis stellatis elevatis vestita supra pilis omnibus longis simplicibus vel brevibus 2—3-partitis intermixtis obtecta. Scapi aphylli, cum racemis 1—3 cm alt., sicut pedunculi, pilis gracilis plerumque ramosis stellatisque, simplicibus raro intermixtis, pilosi. Sepala 2—2.5 mm lg., 1.3—1.5 mm lt., apice pilis simplicibus bifurcatisque pubescentia. Petala flava, 3—4 mm lg., 2—2.5 mm lt., late-obovata vel subrotundata, basi abrupte anguste unguiculata. Siliculae 3—6 in numero, rotundatae vel ellipticae, 4—7 mm lg., 4 mm lt., vix inflatae, glabrae vel plerumque margine pilis brevibus simplicibus, raro ramosis intermixtis sparse obtecta. Stylus 0.5—0.6 mm lg., semina ca 2 mm lg.

Habitat in declivibus schistosis peninsulae Tajgonos (prov. Magadanensis).

T y p u s: prov. Magadanensis, peninsula Tajgonos, sinus Vnutrenneja guba, promontorium Akczori, declivium schistosum, 11 VII 1977. M. T. Mazurenko et A. P. Khokhrjakov (LE).

A f f i n i t a s: *Drabae paysonii* Macbr. affinis, sed foliis eciliatis, siliculis saepe rotundatis, stylis brevioribus, indumento scaporum breviore gracile, indumento foliorum dispersiore differt.

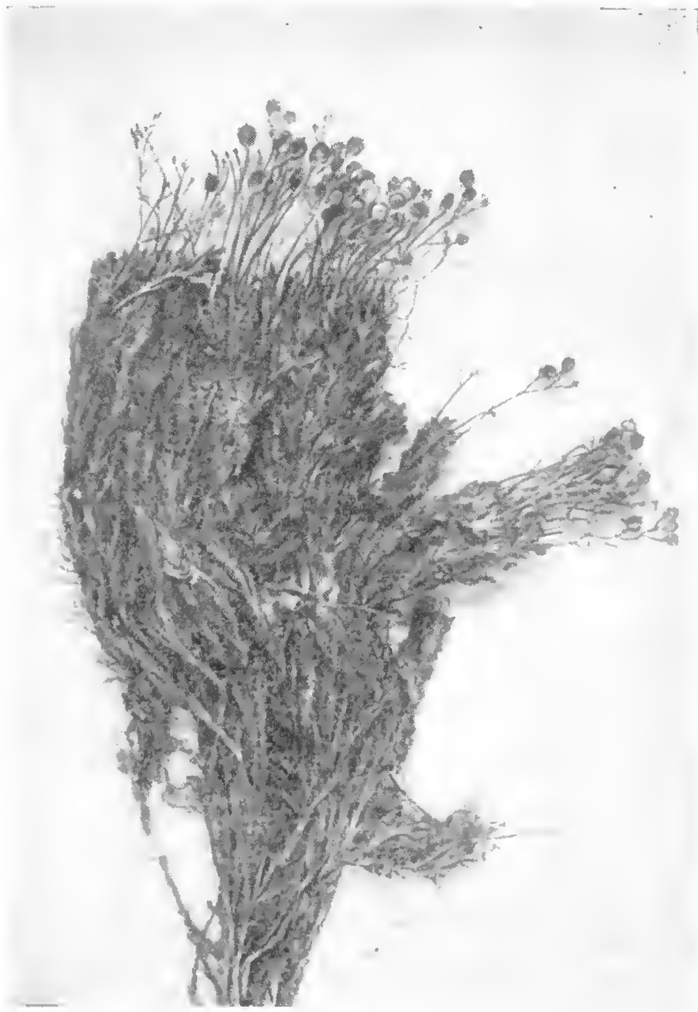


Рис. 1. *Draba majae* Berkut. et Khokhr. sp. nova.

Растение многолетнее, густодернистое или подушковидное, стебли покрыты долго сохраняющимися розетками листьев. Листья почти линейные или узколопатчатые, 7—9 мм дл., 1—2 мм шир., цельнокрайные, плоские или несколько килеватые, снизу покрыты приподнятыми звездчатыми волосками, сверху или только длинными простыми или смешанными с короткими 2—3—раздельными волосками. Цветоносы безлистные, вместе с соцветием 1—3 см дл., как и цветоножки опушены изящными, большей частью ветвистыми и звездчатыми волосками, редко перемешанными с простыми. Чашелистики 2—2.5 мм дл., 1.3—1.5 мм шир., на верхушке с простыми и двураздельными волосками. Лепестки желтые, 3—4 мм дл., 2—2.5 мм шир., широко-обратнояйцевидные или почти округлые, в основании резко переходящие в узкий ноготок. Стручочки в числе 3—6, округлые или эллиптические, 4—7 мм дл., 4 мм шир., слегка вздутые, голые или в основном по краям покрыты рассеянными короткими простыми, редко с примесью ветвистых, волосками. Столбик 0.5—0.6 мм дл., семена около 2 мм дл.

Обитает на щебнистых склонах п-ова Тайгонос (Магаданская обл.).

Т и п: Магаданская обл., п-ов Тайгонос, залив Внутренняя губа, мыс Акчори, щебнистый склон, 11 VII 1977. М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков.

Р о д с т в о: родствен *D. paysonii* Macbr., но отличается нересничатыми листьями, часто округлыми стручочками, более коротким столбиком, более коротким и тонким опушением стрелки и более рассеянным опушением листьев. Вид назван по имени его коллектора — М. Т. Мазуренко.

2. **Draba magadanensis Berkut. et Khokhr. sp. nova** (рис. 2). Planta perennis, laxe caespitosa. Caudex valde ramosus. Folia omnes rosulata, fere linearia vel angusto-lanceolata, 6—8 mm lg., 1—2 mm lt., utrinque pilis stellatis, pectinatis et ramosis obtecta, margine vulgo et supra saepe pilis simplicibus et ramosis obsita (interdum ad paginas glabra),nervis medianis persistentibus. Scapi aphylli, vel, rarissime, monophylli, graciles, floriferi cum inflorescentia subcapitata 5—6 mm alt., fructiferi circiter 10 cm alt. (racemus fructiferi 3—4 cm alt.), glabri vel, sicut pedunculi, pilis sparsis ramosis simplicibusque vestiti. Sepala ovata, glabra vel apice pilis simplicibus, raro ramosis intermixtis pilosa, petalis duplo breviora. Petala alba, late obovata, apice rotundata, integra, basi abrupte breviter unguiculata, 3.5—4 mm lg., 2.8—3 mm lt. Siliculae ellipticae vel ovatae, glabrae, interdum basi cilis brevibus rigidis simplicibus obtectae, declinatae, 6—7 mm lg., 2—3 mm lt. Stylus conspicuus, 0.5—0.8 mm lg., semina ad 1 mm lg.

Habitat in declivibus schistosis in parte australi prov. Magadanensis.

T y p u s: prov. Magadanensis, prope pagum Oksa (inter Magadan et Arman), declivium schistosum ad fl. Oksa, 7 VI 1971, fl., A. P. Khokhrjakov; (MHA, isotypus LE).

P a r a t y p i: regio Magadanensis, in montibus Olajensis (Olskoe plato), fons fl. Ola, 7 IX 1970, A. P. Khokhrjakov et G. W. Snytkin; fons fl. Arman, 9—18 VIII 1971, A. P. Khokhrjakov et M. T. Mazurenko.

A f f i n i t a s: *Drabae incertae* Payson affinis, sed petalis albis, integris, late spatulatis, siliculis et foliis brevioribus, pilis magnis ramosis differt.

Растение многолетнее, рыхлодернистое. Каудекс сильно ветвистый. Все листья розеточные, почти линейные или узколанцетные, 6—8 мм дл., 1—2 мм шир., с обеих сторон покрыты звездчатыми, гребенчатыми и ветвистыми волосками, по краям обычно и сверху часто усажены простыми и ветвистыми волосками (иногда по плоскостям голые) с сохраняющимися срединными жилками. Цветоносы безлистные или очень редко однолистные, стройные, во время цветения вместе с почти головчатым соцветием 5—6 см выс., во время плодоношения приблизительно 10 см выс. (соцветие во время плодоношения 3—4 см выс.), голые или, как и цветоножки, редко покрыты простыми и ветвистыми волосками. Чашелистики яйцевидные, голые или опушенные на верхушке простыми, редко смешанными с ветвистыми волосками вдвое короче лепестков. Лепестки белые, широко-обратнояйцевидные, на верхушке закругленные, цельные, в основании резко переходящие в короткий ноготок, 3.5—4 мм дл., 2.8—3 мм шир. Стручочки эллиптические или яйцевидные, голые, иногда в основании с простыми короткими жесткими ресничками, отклоненные, 6—7 мм дл., 2—3 мм шир. Столбик заметный, 0.5—0.8 мм дл., семена до 1 мм дл.

Обитает на щебнистых склонах в южной части Магаданской области.

Т и п: Магаданская обл., близ пос. Окса (между Магаданом и Арманью), щебнистые склоны у р. Окса, 7 VI 1971, цв., А. П. Хохряков.

П а р а т и п ы: Магаданская обл., Ольское плато: истоки р. Олы, 7 IV 1970, А. П. Хохряков и Г. В. Сныткин; истоки р. Армань, 9—18 VIII 1971, А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко.

Р о д с т в о: родствен *D. incerta* Payson, но отличается белыми лепестками, цельными и широколопатчатыми, более короткими стручочками и листьями и более ветвистыми волосками.

Из крупок Северо-Востока СССР *D. majae* особенно по форме роста сходна с *D. stenopetala* Trautv., но очень хорошо отличается от нее широкообратнояйцевидными лепестками (у последней они линейные), а от



Рис. 2. *Draba magadanensis* Berkut. et Khokhr. sp nova.

D. barbata Pohle — также подушковидной формой и размерами плодов. *D. magadanensis* более всего близка *D. lactea* Adams, но также хорошо отличается от нее характером опушения и более узкими листьями.

Несмотря на указанное сходство, обращает на себя внимание, что близкородственные нашим видам крупки американские распространены главным образом в Северных Кордильерах. Однако среди крестоцветных это не исключение. Подобные же азиатско-американские викарирующие пары видов составляют *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth и *S. linifolium* Nutt., *Arabis turczaninovii* Ledeb. и *A. holboelii* Hornem., *Erysimum boreale* C. A. Mey. и *E. inconspicuum* (Wats.) McMill.

В заключение выражаем благодарность доктору Д. А. Муллигану (Оттава) за любезно предоставленный гербарный материал по североамериканским видам *Draba* и за помощь в установлении родства *D. incerta* с *D. magadanensis*.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 15 III 1978.

УДК 005 : 582.998 (571.651)

А. А. Коробков

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *ARTEMISIA* L. (*ASTERACEAE*) С СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

A. A. KOROBKOV. NEW TAXA OF THE GENUS *ARTEMISIA* L. (*ASTERACEAE*) FROM THE NORTH-EAST OF THE U. S. S. R.

В результате проведенной автором таксономической ревизии полыней Северо-Востока СССР (Коробков, 1972, 1973, 1974) впервые выделены пять новых подвидов и две разновидности.

Приводятся описания новых таксонов, а также новые комбинации; предлагается новое название для *A. neglecta* Leon. (non Spreng., 1809).

1. *A. gmelinii* Web. ex Stechm. ssp. ***scheludjakoviae*** **Korobkov ssp. nov.** — *A. gmelinii* auct. non Web. ex Stechm.: Леонова, 1974, в Опр. высших раст. Якутии: 476. — *A. santolinifolia* auct. non Turcz.: Крашенинников, 1949, в Крылов. Фл. Зап. Сиб. II : 2791; Караваев, 1958, Консп. фл. Якутии : 171; Поляков, 1961, Фл. СССР, 26 : 465, p. p.

Differt a subspeciei typica foliis caulinis persistentibus, inferioribus ter pinnatisectis, laciniis anguste lanceolatis, integris denticulatisve (nec foliis deciduis, inferioribus bipinnatisectis, laciniis latioribus, serrato-dentatis), ramis perennibus valde ramosis. Planta tetraploidea (2n=36).

Habitat in montibus Sibiriae orientalis nec non Mongoliae septentrionalis, in decliviis siccis glareosis.

Typus: Jacutia boreali-orientalis, prope pagum Ust-Nera, in parte basali declivii australis in schistosis, 30 VIII 1970, fruct., A. Korobkov (LE).

2. ***A. arctisibirica*** **Korobkov nom. nov.** — *A. neglecta* Leonova, 1971, Нов. сист. высш. раст., 8 : 235, non Spreng. 1809. — *A. laciniatiformis* Kom. ssp. *taimyrensis* Krasch. 1943, Сов. Бот. 5 : 7, descr. ross.

3. *A. arctica* Less. ssp. ***ehrendorferi*** **Korobkov ssp. nov.** — *A. arctica* Less., p. p.: Поляков, 1961, Фл. СССР, 26 : 479.

A subspeciei typica ex oris maris Beringensis differt caulibus paucioribus, 1—3 (non 3—5), foliis basalibus pallide viridibus, partibus primariis 5, remotis (non 7, congestis), foliis caulinis 3—5 (nec 5—7), multo simplicius dissectis, calathidiis 7—10 mm in diam., superioribus ad 15 mm, hypocraterimorphis (non 6—8 mm in diam., semiglobosis), inflorescentia racemosa vel spicata, laxa (nec dense racemosa) acheniis 2—4 mm lg. (non 1.3—2.7 mm lg.). Planta tetraploidea (2n=36).

Habitat in Asia boreali-orientali (Terra Tschuktschorum tota, montes Kolymenses usque ad oras maris Ochotensis, peninsula Kamtschatka) nec non in America boreali-occidentali (Alaska, Yukon) in tundris fruticuloso-herbosis et pratis nivalibus.

Typus: Tschukotka orientalis, prope pagum Iultin, in declivio ripario, in prato variiherboso, 22 VII 1967, fl., E. Zimarskaja, A. Korobkov, B. Jurtzev (LE).

4. *A. arctica* Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov **var.** ***viscidula*** **Korobkov var. nov.**

Differt a varietate typica foliis glandulis sessilibus dense obsitis (nec pilosis). Ab *A. punctigera* Krasch. et *A. arctica* Less. ssp. *psilosantha* Hult. floribus longe pilosis (nec glabris) et ceteris facile distinguitur.

Habitat in litore sini Tauiskaja maris Ochotensis in pratis litoralibus nec non alnetis fruticosae.

Typus: Regio Magadenense, sinus Gertneri, prope pagum Novaja Veselaja, 27 VII 1970, fl., M. Maximova (LE).

5. *A. lagopus* Fisch. ex Bess. ssp. ***jarovoi*** **Korobkov ssp. nov.** Differt a subspeciei typica calathidiis ad 4—5 mm in diam., semiglobosis (non elongato-semiglobosis), inflorescentia spicata, laxa (non dense spicata, nec laxe paniculata), phyllorum externorum marginibus scariosis latissi-

mis, atrobrunneis, earum partibus medianis parce pilosis (non sericeis, pilis longis densisque).

Habitat in partis mediis et australibus jugi montium Verchojanensis necnon partis occidentalibus jugi montium Czerskii.

Typus: Jacutia boreali-orientalis, districtus Tomponskij, ad fl. Nertschendzha-Nektoma, in declivio schistoso, 1 VIII 1958, fl., N. Druzhinina (LE).

6. *A. lagopus* Fisch. ex Bess. ssp. *abbreviata* Krasch. (1943, Сов. бот., 5 : 14, descr. ross.; он же, 1946, Матер. истории фл. и растит. СССР, 2 : 143, рис. 17, 6d) descr. hoc loco.

Differt a subspeciei typica foliis basalibus fere palmatisectis (non pinnatisectis, partibus primariis congestis), inflorescentia elongato-capitata (haud paniculata). Planta diploida (2n=18).

Habitat in parte septentrionali jugi montium Verchojanensis usque ad oras maris glacialis in schistosis.

Typus: Jacutia arctica, in litore sini Tiksi, fl., 1936, Karazhev (LE).

7. *A. lagopus* Fisch. ex Bess. ssp. *triniana* (Bess). Korobkov stat. nov. — *A. triniana* Bess. 1832, Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc. 3 : 67.

8. *A. lagocephala* (Fisch. ex Bess.) DC. var. ***rigidioides*** **Korobkov var. nov.**

Differt a varietate typica foliis brevioribus, subcoriaceis, calathidiis semiglobosis, ad 7 mm in diam. (non obconicis), inflorescentia spicata (nec racemosa).

Habitat in regione alpina in saxosis.

Typus: Systematis fl. Maja pars mediana, ad fl. Matanga, declivium adruptum septentrionale, in assoc. Pinus pumila — Lichenes, 8 IX 1935, fruct., V. Vassiljev (LE).

9. *A. kruhsiana* Bess. ssp. ***condensata*** **Korobkov ssp. nov.** Differt a subspeciei typica foliis tripartitis (nec bis trisectis), partibus integris, approximatis (non 2—3-dentatis, lateralibus subpatentibus).

Habitat in partibus occidentalibus borealibusque jugi montium Verchojanensis et in montibus adjacentibus in decliviis schistosis nec non glareis arenisque inundatis.

Typus: Jacutia boreali-orientalis, districtus Ojmjakonskij, in glareis inundatis fl. Suntar, 22 VII 1957, fl., O. Alexandrova (LE).

10. *A. kruhsiana* Bess. ssp. *multisecta* (Leonova) Korobkov, comb. et stat. nov. — *A. multisecta* Leonova, 1971, Нов. сист. высш. раст., 8 : 237.

11. *A. leucophulla* (Bess.) Turcz. ex Clarke var. *rotundatiloba* (Jurtz.) Korobkov comb. nov. — *A. vulgaris* L. var. *rotundatiloba* Jurtz. 1965, Нов. сист. высш. раст., 2 : 320.

ЛИТЕРАТУРА

Коробков А. А. (1972). К цитотаксономической характеристике некоторых видов рода *Artemisia* L. Северо-Востока СССР. Бот. ж., 57, 10. — Коробков А. А. (1973). Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* spp.) Северо-Востока СССР. Бот. ж., 58, 9. — Коробков А. А. (1974). Полыни Северо-Востока СССР (морфолого-анатомическая, кариологическая и эколого-географическая характеристика, таксономия, филогения). Автореф. канд. дис. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VIII 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 : 581.524.44 (571.15)

Н. В. Седельникова, В. П. Седельников

РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ В ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

N. V. SEDELNIKOVA, V. P. SEDELNIKOV. THE ROLE OF LICHEN SYNUSIA IN ALPINE PHYTOCOENOSES IN THE NORTHERN PART OF ALTAJ-SAJAN MOUNTAIN AREA

Сделана попытка оценить роль лишайниковых синузий в растительных сообществах гольцового пояса северной части Алтае-Саянской горной области. Методом корреляционных плеяд выделено 6 групп лишайников, однотипных по отношению к экологическим условиям гольцового пояса. Установлено 8 типов местообитаний, для которых приведены лихеносинузии, имеющие существенное фитоценотическое значение. Рассмотрены связи между синузиями лишайников и высших растений.

Лишайниковые синузии являются одним из основных компонентов растительного покрова высокогорий Северной Азии, господствуя и согосподствуя в различных сообществах гольцового пояса. Широкая экологическая амплитуда лишайников, их способность переносить промерзание и иссушение в состоянии анабиоза (Нифонтова, 1967) позволяют им поселяться в самых неблагоприятных условиях среды, которые порой полностью неприемлемы для высших растений.

В отечественной литературе данные о фитоценотической роли лишайников в высокогорьях имеются лишь для некоторых регионов (Золотовский, 1938; Куваев, 1961; Юрцев, 1964; Горчаковский, 1975) и не дают целостного представления.

В данной работе сделана попытка оценить фитоценотическую роль лишайниковых синузий [1] в гольцовом поясе северной части Алтае-Саянской горной области. Материал собирали в период с 1967 по 1977 г. в гольцовом поясе Кузнецкого нагорья и северной части Западного Саяна. В различных растительных сообществах делали геоботанические описания пробных площадей 10×10 м, одновременно на пробной площади закладывали площадки размером 20×20 и 50×50 см, на которых проводили определение проективного покрытия видов, а в ряде случаев брали надземную фитомассу с разбором по видам. При обработке материалов учитывали такие показатели, как присутствие видов на площадке и величину их проективного покрытия; первый из них хорошо отражает отношения растений к экологическим условиям местообитаний, второй позволяет довольно полно судить о фитоценотических отношениях.

Вычисление межвидовых сопряженностей (Урбах, 1964) у лишайников по признаку присутствия и дальнейшая обработка полученных коэффициентов r методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960; Терентьев, Ростова, 1977) показали, что выделяется 6 групп лишайников, однотипных по отношению к определенным экологическим условиям гольцового пояса.

---

[1] В статье принимается понятие синузии, предложенное Х. Х. Трассом (1965).

Группа *I* объединяет эпилитные накипные лишайники с ареолированным слоевищем: *Rhizocarpon geographicum*, *Aspicilia cupreoatra*, *A. cinerea*, *Lecidea macrocarpa*, *Catocarpon alpicola*, *Biatora aenea*, *Haematomma ventosum*, *Biatora mollis*, *B. coarctata*, *Rhizocarpon grande*, *Rh. obscuratum*, *Catocarpon badioatrum*, *Lecidea dicksoni*, *L. aglaea*, *L. goniophila*, *Acarospora macrospora*, *Lecanora atrynea*.[2]

Все перечисленные виды связаны между собой положительными связями. Среднее значение *r* (центр группы) равно 0.53. С видами группы *II* наблюдаются слабые, часто недостоверные положительные связи.

Группа *II* эпилитных листоватых лишайников: *Umbilicaria caroliniana*, *Cetraria hepatizon*, *C. commixta*, *Parmelia stygia*, *P. sorediosa*, *P. saxatilis*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. pennsylvanica*, *U. cylindrica*, *U. hirsuta*, *U. deusta*, *U. vellea*, *Placolecanora muralis*, *P. rubina*. Среднее значение коэффициента *r* внутри группы составляет 0.45; со всеми остальными группами, кроме *I*, наблюдаются отрицательные связи.

Группа *III* петрофильных кустистых лишайников: *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria odontella*, *C. nivalis*, *C. tilesii*, *Stereocaulon vesuvianum*, *S. glareosum*. Представители данной группы имеют внутригрупповое сходство 0.39 и недостоверные положительные связи с видами других групп.

Группа *IV* напочвенных кустистых и накипных лишайников умеренно увлажненных местообитаний: *Cladonia stellaris* (=*C. alpestris*), *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula* (=*C. sylvatica*), *C. uncialis*, *C. macrophylla* (=*C. alpicola*), *Cetraria ericetorum*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Ochrolechia inaequatula*, *Pertusaria panyrga*, *Biatora granulosa*. Среднее внутригрупповое значение коэффициента *r* равно 0.52; с прочими группами наблюдаются слабые положительные или отрицательные недостоверные связи.

Группа *V* напочвенных кустистых лишайников избыточно увлажненных местообитаний представлена одним видом *Cetraria islandica*, который имеет недостоверные связи с представителями всех остальных групп видов.

Группа *VI* напочвенных листоватых и накипных лишайников избыточно увлажненных местообитаний: *Peltigera aphthosa*, *P. horizontalis*, *P. malacea*, *Nephroma arctica*, *Caloplaca stillicidiorum*, *C. jungermanniae*. Среднее внутригрупповое сходство 0.47. Со всеми группами наблюдается отрицательная сопряженность.

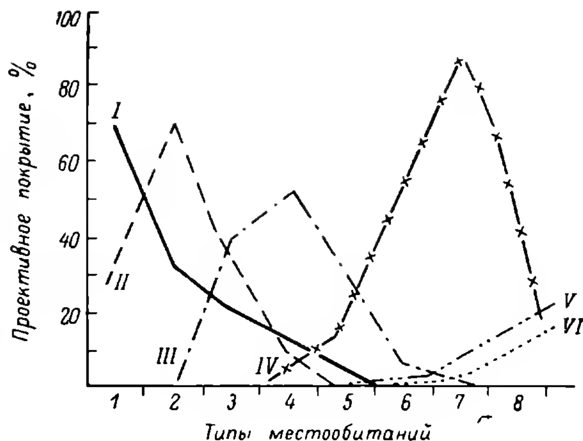
Выделенные группы видов охватили практически все лишайники, имеющие встречаемость выше 60% в пределах гольцового пояса. Анализ экологических факторов показал, что данные группы отражают в основном отношение лишайников к степени разрушенности грубообломочного материала и накоплению мелкозема и в незначительной степени к условиям увлажнения (*Cetraria islandica*, виды рода *Peltigera*).

Нами в условиях гольцового пояса выделено 8 типов местообитаний, различающихся степенью разрушенности грубообломочного материала и накоплением продуктов выветривания: *1* — крупноглыбовые движущиеся курумы, *2* — мелкоглыбовые остановившиеся курумы, *3* — щебнисто-мелкоглыбовые россыпи, *4* — крупнощебнистые россыпи, *5* — мелкощебнистые примитивные почвы, *6* — щебнисто-мелкоземистые примитивные почвы, *7* — маломощные глинисто-щебнистые почвы, *8* — среднемощные глинисто-щебнистые почвы (см. рисунок).

К данным местообитаниям приурочены сообщества высокогорных тундр, в которых выделенные группы лишайников имеют существенное фитоценотическое значение. Как правило, у представителей различных групп лишайников отмечается высокая встречаемость в нескольких типах местообитаний, что хорошо характеризует их экологическую амплитуду в условиях высокогорий. Фитоценотический же оптимум довольно строго приурочен к определенным местообитаниям, что отражает конкурентные отношения между различными экологическими группами. Как видно

[2] В основе порядка цитирования видов лежит их ценотическая роль в сообществах.

Величина проективного покрытия экологических групп лишайников (*I—VI*) в различных местообитаниях (*1—8*).



из рисунка, увеличение фитоценотической роли одной из групп лишайников приводит к снижению роли другой группы.

Основываясь на закономерностях, отраженных на рисунке, рассмотрим фитоценотическую роль различных групп лишайников.

Виды группы *I* имеют высокую встречаемость в первых пяти типах местообитаний, но фитоценотический оптимум наблюдается на крупноглыбовых движущихся курумах, где их общее покрытие достигает 75%. Высшие растения полностью отсутствуют. Накипные лишайники, формирующие данную группу, оказываются наиболее приспособленными к жестким экологическим условиям движущихся курумов. Такие факторы, как подвижность субстрата, большая сухость каменистых поверхностей, сильное нагревание днем, преобладание физического выветривания над химическим и биологическим, являются непреодолимым препятствием для поселения здесь лишайников из большинства других групп. Различные реакции каменистого субстрата и накипных эпилитных лишайников на колебание температуры и влажности приводят к сильным натяжениям в слоевище, которые ослабляются благодаря ареолированной структуре данных растений (наличие желобков между ареолами). Повторяющиеся натяжения в конце концов приводят к отрыву части слоевища от субстрата, и тогда проявляется способность регенерировать утраченные части врастанием на освободившуюся территорию своих же, рядом лежащих участков, которая имеет решающее значение в борьбе за существование эпилитных накипных лишайников (Окснер, 1974). По отношению к условиям увлажнения и затенения все эпилитные лишайники данной группы делятся на две синузии: а) виды экспонированных каменистых поверхностей — *Rhizocarpon geographicum*, *Rh. grande*, *Rh. obscuratum*, *Catocarpon alpicola*, *Lecidea macrocarpa*, *Biatora aenea*, *B. mollis*, *Aspicilia cupreoatra*, *A. cinerea*, *Haematomma ventosum*; б) виды затененных вертикальных каменистых поверхностей — *Lecidea dicksoni*, *L. goniophila*, *L. aglaea*, *Biatora coarctata*, *Catocarpon badioatrum*, *Lecanora atrynea*. Наряду с синузиями накипных лишайников на крупноглыбовых движущихся курумах начинает развиваться синузия эпилитных листоватых лишайников, виды которой — *Cetraria hepatizon* и *Umbilicaria caroliniana* — на некоторых участках курумов имеют встречаемость до 50%, но малое покрытие (см. рисунок). Таким образом, растительность движущихся курумов представлена накипно-лишайниковыми фитоценозами, доминирующая роль в которых принадлежит обычно двум видам — *Rhizocarpon geographicum* и *Aspicilia cupreoatra*. На карбонатных породах перечисленные выше виды почти полностью отсутствуют, а развивается синузия из эпилитных накипных лишайников, характерных для известнякового субстрата: *Aspicilia contorta*, *A. calcarea*, *Rinodina calcarea*, *Acarospora macrospora*, *Caloplaca lactea*.

В большинстве геоботанических работ подобные лишайниковые фитоценозы рассматриваются как пионерные группировки растений при заселении первичных местообитаний. Однако данные сообщества уже следует рассматривать в качестве фитоценозов. Поводом для этого служат высокое покрытие лишайниковых синузий (до 75%), хорошо выраженные доминантные виды, наличие постоянных видов с высокой встре-

чаемостью, топографическая повторяемость подобных гомогенных сообществ и, что самое важное, связанность видов данных сообществ взаимовлияниями, которые являются основной чертой фитоценоза (Ниценко, 1971). Во всех накипно-лишайниковых фитоценозах ясно выражены взаимоотношения между видами. Обычно при встрече слоевищ их рост замедляется, затем прекращается, нередко такие слоевища как бы ограждаются линиями в виде темной полосы, хорошо заметной у многих видов (*Aspicilia cinerea*, *Lecidea dicksoni*, *Catocarpon alpicola* и др.). В некоторых случаях наблюдается захват слоевищ одного лишайника другим, о чем уже сообщалось в работах некоторых исследователей (Еленкин, 1901; Nienburg, 1926; Окскер, 1961, и др.). Так, для исследуемой территории характерным является захват слоевищ *Lecidea dicksoni* и *Biatora mollis*, остатки таллома которых можно наблюдать на поперечном срезе *Aspicilia cupreoatra* и *Biatora wallrothii*.

Некоторые авторы (Куваев, 1961; Горчаковский, 1975), признавая существование накипно-лишайниковых сообществ на крупноглыбовых курумах, выделяют их в пояс каменистых пустынь, с чем едва ли можно согласиться. Во-первых, применение термина «пустыня» для фитоценозов с покрытием 75% ничем не обосновано, во-вторых, курумы не имеют строгой поясной приуроченности. Очень часто начинаясь в гольцовом поясе, они спускаются и в лесной. На наш взгляд, накипно-лишайниковые фитоценозы образуют лишайниковые тундры, которые следует рассматривать как первую стадию в ходе эндогеиных сукцессий.

По мере разрушения грубообломочного материала доминирующая роль накипных лишайников уменьшается (см. рисунок), хотя в ряде местообитаний они еще имеют высокую встречаемость. Уже на мелкоглыбовых остановившихся курумах происходит резкое возрастание фитоценотической роли листоватых лишайников из группы *II*.

В отличие от накипных лишайников, слоевища которых плотно прирастают к субстрату и не нуждаются в особых органах прикрепления, листоватые лишайники характеризуются более высокой организацией, специальными органами прикрепления — ризоидами, ризинами, гаптерами, гомфом, благодаря которым слоевище рыхло соединяется с субстратом. Такое соединение сохраняет между талломом и субстратом прослойку воздуха, задерживающую влагу, необходимую для процессов фотосинтеза. Как и в предыдущем местообитании, на остановившихся мелкоглыбовых курумах четко выделяются две экологические ниши: сухие экспонированные и теневые, несколько увлажненные поверхности. В первой развивается синузия из *Umbilicaria caroliniana*, *U. hyperborea*, *U. cylindrica*, *Cetraria hepatizon*, *C. commixta*, *Parmelia stygia*, *P. sorediosa*, *P. saxatilis*, *P. centrifuga*, *Placolecanora muralis*, *P. rubina*; во второй из *Umbilicaria hirsuta*, *U. deusta*, *U. pennsylvanica*, *U. vellea*. Здесь же с низкой встречаемостью появляется представитель жизненной формы кустистых лишайников *Stereocaulon vesuvianum*. Высшие растения отсутствуют. Формируются лишайниковые фитоценозы с доминированием листоватых и содоминированием накипных эпилитных лишайников, широко распространенные в высокогорьях Алтае-Саянской горной области. В подобных фитоценозах покрытие лишайников может достигать 90% и начинает проявляться ярусная дифференциация. Хотя говорить о выделении ярусов еще рано (из-за малой разницы в высоте растений), но два микроируса выделяются довольно четко. Нижний микроярус с покрытием 20—35% представляет собой синузии накипных лишайников, верхний — с покрытием до 70% — состоит из листоватых эпилитных лишайников. названных выше. Доминируют *Umbilicaria caroliniana* и *Cetraria hepatizon*, остальные лишайники являются постоянными видами данной ассоциации. Таким образом, ассоциация с доминированием листоватых лишайников уже имеет микроярусную дифференциацию, полисинузиальное строение, группу постоянных видов составляют представители различных синузий.

По мере накопления мелкоземистых продуктов выветривания создаются благоприятные условия для поселения кустистых лишайников, и

уже на щебнисто-мелкоглыбовых россыпях довольно большую фитоценотическую роль играют (см. рисунок) представители третьей экологической группы лишайников — *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria odontella*, *C. nivalis*, *C. tilesii*, *Stereocaulon vesuvianum*, *S. glareosum*, которые объединены нами в синузию петрофильных кустистых лишайников. Характерной чертой щебнисто-мелкоземистых россыпей является отсутствие ценотического оптимума в данном местообитании у какой-либо из выделенных экологических групп лишайников (см. рисунок). В данном местообитании представлены три лишайниковые синузии: эпилитные накипные, листоватые лишайники сухих экспонированных поверхностей и петрофильные кустистые, причем покрытие накипных лишайников не превышает 10%, листоватых и кустистых — 40%. Образуются лишайниковые фитоценозы с довольно четкой трехъярусной структурой, где в каждом из ярусов господствует определенная синузия лишайников. Общее проективное покрытие подобных фитоценозов обычно составляет 50—60%. Распределение видов по площади фитоценозов пятнистое, что связано с тем, что представители синузий накипных и листоватых лишайников приурочены к мелкоглыбовым участкам, кустистых — к скоплению щебенки. Проведенный корреляционный анализ зависимости проективного покрытия листоватых и кустистых лишайников показал, что в большинстве случаев наблюдаются независимые распределения покрытий данных лишайниковых синузий. Доминирование определенной синузии целиком зависит от соотношения в конкретных экотопах мелкоглыбовых и щебнистых участков. Так, коэффициенты сопряженности листоватых лишайников равны в среднем 0.53 с мелкими глыбами и —0.46 со скоплением щебенки, кустистых лишайников соответственно —0.51 и 0.35.

Фитоценотический оптимум синузии указанных выше петрофильных кустистых лишайников лежит в экологических условиях крупнощебнистых россыпей, где их проективное покрытие достигает 50—60%. Покрытие синузии накипных лишайников падает до 5%, листоватых — до 10%. Характерной особенностью данных местообитаний является появление высших петрофильных растений *Empetrum nigrum*, *Minuartia arctica*, *Campanula dasyantha*, *C. rotundifolia*, *Rhodiola quadrifida* и др., которые имеют встречаемость до 60% и в некоторых случаях — покрытие до 10%. Формируются фитоценозы с хорошо выраженным господством синузии петрофильных кустистых лишайников и слабым согосподством синузий накипных и листоватых лишайников. Доминирует в сообществах *Alectoria ochroleuca*, остальные виды петрофильных кустистых лишайников имеют высокую встречаемость, но покрытие не превышает 15%. Фитоценозы с доминированием *A. ochroleuca* широко распространены в гольцовом поясе исследуемой территории, им присуще пятнистое распределение видов по площади фитоценоза, особенно это характерно для доминанта. Корреляционный анализ между видами лишайников и высших растений по величине проективного покрытия не выявил закономерностей, что указывает на ведущую роль экотопа в подборе высших растений.

В процессе накопления мелкозема формируются мелкощебнистые примитивные почвы (5 тип местообитаний), начиная с которых наряду с синузиями лишайников существенную роль в структуре фитоценозов играют высшие растения. На мелкощебнистых примитивных почвах в большинстве случаев синузия петрофильных кустистых лишайников играет роль содоминанта, доминирует же вечнозеленый кустарничек *Empetrum nigrum*. Часто большие пятна образует *Dryas oxyodonta*. В данном типе местообитаний начинает развиваться синузия лишайников, характерная для более сформированных почв. Ее представители (*Cladonia stellaris*, *C. amaurocraea*, *Cetraria ericetorum*) имеют встречаемост до 60%, но малое проективное покрытие. Таким образом, формируются полисинузиальные лишайниково-водяниковые фитоценозы с господством *Empetrum nigrum* и согосподством *Alectoria ochroleuca*; постоянными видами данных сообществ являются *Cetraria odontella*, *C. nivalis*, *C. tilesii*, *Stereocaulon vesuvianum*, *S. glareosum*, *Cladonia stellaris*, *C. amaurocraea*,

C. uncialis, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Dryas oxyodonta*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Campanula dasyantha*, *Carex ledebouriana*, *Saussurea schanginiana*. Средняя видовая насыщенность лишайниково-водяниковых тундр достигает 19 видов на пробной площади 100 м^2; распределение видов по площади фитоценозов (за исключением *Empetrum nigrum*) пятнистое. Все фитоценозы одноярусной структуры, так как большинство перечисленных видов имеет приблизительно одинаковую высоту. Проведенный анализ сопряженностей показал, что только между проективным покрытием *Empetrum nigrum* и *Alectoria ochroleuca* наблюдается слабая отрицательная связь ($r=-0.27$), остальные же виды имеют независимые распределения. Лишайниково-водяниковые фитоценозы не занимают больших площадей, но являются постоянным компонентом гольцового пояса.

В следующем типе местообитаний (щебнисто-мелкоземистые примитивные почвы) ни одна из выделенных групп лишайников не имеет своего фитоценотического оптимума, но высокая встречаемость наблюдается у представителей синузии петрофильных кустистых лишайников из группы *III* и кустистых лишайников из группы *IV*, причем если для первых характерно уменьшение общего проективного покрытия до 5%, то для вторых наблюдается увеличение данного показателя до 45%. Доминирующая роль в сообществах принадлежит *Dryas oxyodonta*, которая имеет в данном типе местообитаний свой фитоценотический оптимум. Формируются лишайниково-дриадовые сообщества, являющиеся постоянным компонентом растительности гольцового пояса. Общее проективное покрытие лишайниково-дриадовых фитоценозов достигает 90, доминанта — до 60, содоминирующих лишайников — 50%. В данных сообществах уже хорошо прослеживаются фитоценотические отношения между видами. Если между петрофильными лишайниками из группы *III* и лишайниками из группы *IV* наблюдается положительная сопряженность по отношению к экологическим условиям ($r=0.41$), то при определении сопряженностей по проективному покрытию коэффициент $r=-0.37$. Такая же картина наблюдается и при анализе связей между доминантом *Dryas oxyodonta* и содоминирующими лишайниками из группы *IV* (*Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. macrophylla*, *C. arbuscula*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Thamnolia vermicularis*): по признаку присутствия—отсутствия $r=0.57$, но признаку покрытия $r=-0.35$. Следует сказать, что показатель r по признаку покрытия для данного типа местообитаний верен при покрытии *Dryas oxyodonta* более 30%, при меньшем покрытии значение r приближается к нулю. Средняя видовая насыщенность лишайниково-дриадовых фитоценозов составляет 36 видов на площади 100 м^2, из которых 51% составляют лишайники. Лишайниково-дриадовые сообщества во всех случаях имеют двухъярусную вертикальную дифференциацию: нижний ярус сложен преимущественно *Dryas oxyodonta* и лишайниками, его проективное покрытие достигает 80%; верхний ярус состоит исключительно из высших растений, покрытие которых не превышает 20%.

Фитоценотический оптимум кустистых лишайников из группы *IV* приурочен к маломощным глинисто-щебнистым почвам (местообитание 7), на которых формируются кустисто-лишайниковые тундры, наиболее широко распространенные в гольцовом поясе. Наряду с перечисленными выше кустистыми лишайниками в группе *IV* постоянными видами данного местообитания являются напочвенные накипные лишайники — *Ochrolechia inaequatula*, *Pertusaria panyrga*, *Biatora granulosa*. Положительная сопряженность ($r=0.58$) между кустистыми и накипными лишайниками данной группы указывает на довольно однотипное отношение, как уже было сказано выше, к эдафическим условиям. Однако различия в жизненной форме и принадлежность к различным ярусам позволяют подразделить все виды лишайников *IV* экологической группы на две синузии: синузию напочвенных кустистых лишайников и синузию напочвенных накипных лишайников. Кроме них, в данном местообитании

представлены виды еще двух синузий: первая из *Cetraria islandica* и вторая из напочвенных листоватых лишайников — *Peltigera aphthosa*, *P. horizontalis*, *P. rufescens*, *Nephroma arctica*, которые имеют свой фитоценотический оптимум в более увлажненных и затененных условиях. Из высших растений наиболее часто и обильно встречаются *Festuca ovina*, *Hierochloë alpina*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Anemone narcissiflora*, *Dryas oxyodonta*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Crepis chrysantha*. Кустисто-лишайниковые тундры характеризуются трехъярусной структурой: нижний ярус сложен напочвенными накипными и листоватыми лишайниками, средний — напочвенными кустистыми лишайниками, *Dryas oxyodonta* и *Vaccinium vitis-idaea*, верхний — высшими травянистыми растениями. Общее проективное покрытие подобных лишайниковых фитоценозов достигает 95%, из которых на долю доминирующей синузии напочвенных кустистых лишайников приходится до 80%. Интересным представляется выяснение ценотических взаимоотношений между видами доминирующей синузии напочвенных кустистых лишайников и влияние всей синузии на другие лишайниковые синузии и высшие растения. *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. arbuscula*, *C. macrophylla*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Thamnolia vermicularis* имеют встречаемость 95% во всех фитоценозах, что указывает на однотипное отношение к условиям среды. Из перечисленных видов только *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia macrophylla* и *Cetraria ericetorum* во всех случаях имеют проективное покрытие, не превышающее 20%, остальные же попеременно выступают в роли доминантов. Более выраженной фитоценотической способностью обладает *Cladonia stellaris*, коэффициенты сопряженности которой со всеми видами по признаку проективного покрытия меньше —0.45, на втором месте *Cladonia arbuscula* (—0.38); у *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis* и *Cetraria cucullata* $r=-0.35$. Величина проективного покрытия названных выше необильных видов практически не зависит от проективного покрытия доминантов. Следовательно, отрицательные зависимости между величинами проективного покрытия характерны в первую очередь для видов, которые в данных экологических условиях могут давать наибольшее проективное покрытие. Показанные соотношения между покрытиями потенциальных доминантов подтверждают известное положение экологии, что виды с очень близкой экологией не могут сосуществовать в равном обилии в одних и тех же местообитаниях (Смит, 1976). Факторы, способствующие господству какого-то конкретного вида в фитоценозе, нам выявить не удалось; очевидно, для этого необходимы специальные эколого-фитоценотические исследования.

Покрытие синузии напочвенных накипных лишайников не превышает 10% площади фитоценоза. Корреляционный анализ не выявил зависимости между проективными покрытиями накипных и доминирующих лишайников, с синузией же листоватых напочвенных лишайников наблюдается незначительная отрицательная (—0.17) связь.

Среди высших растений можно выделить две группы видов, однотипных по отношению к доминирующей лишайниковой синузии: а) группа видов, сопряженных положительно с лишайниками по экологическому фактору и имеющих независимое распределение по фитоценотическому фактору (проективное покрытие); сюда относятся виды, имеющие высокую встречаемость (более 70%) в лишайниковых фитоценозах и низкое проективное покрытие, это — *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Festuca ovina*, *Valeriana capitata*, *Silene chamarensis*, *Polygonum bistorta*; б) группа видов, сопряженная положительно с лишайниками по экологическому фактору и отрицательно по фитоценотическому — *Dryas oxyodonta*, *Salix turczaninowii*, *Betula rotundifolia*. Особый интерес представляет связь с лишайниковыми синузиями *Betula rotundifolia* — одного из основных эдификаторов многих высокогорных фитоценозов. Если при покрытии *B. rotundifolia* менее 30% коэффициент сопряженности r не превышает —0.30, то при покрытии более 30% абсолютные значения r возрастают

до —0.80. Аналогичные данные были получены и ранее по фитомассе лишайников и покрытию *B. rotundifolia* (Седельникова, 1974). Приведенные показатели относятся к напочвенным кустистым лишайникам. С напочвенными же листоватыми лишайниками — *Peltigera aphthosa*, *P. horizontalis*, *P. malacea*, *Nephroma arctica* — наблюдается положительная связь (r=0.43). Очевидно, микроклиматические условия под пологом *Betula rotundifolia* более благоприятствуют развитию листоватых лишайников из группы *IV*. Фитоценотический оптимум *B. rotundifolia* приурочен к среднемощным глинисто-щебнистым почвам, где данный вид доминирует в условиях недостаточного и нормального увлажнений. По западинам же, в которых задерживается зимой снег, доминирует *Vaccinium myrtillus*. Из лишайников фитоценотический оптимум в данных экологических условиях имеют *Cetraria islandica* (группа *V*), напочвенные листоватые лишайники (группа *VI*), перечисленные выше, и напочвенные накипные лишайники из группы *VI* — *Caloplaca stillicidiorum* и *C. jungermanniae*.

В фитоценозах с доминированием *Betula rotundifolia* содоминирующая роль принадлежит синузии напочвенных кустистых лишайников, гораздо реже, по слабо выраженным западинам — *Cetraria islandica*.

Как уже сказано выше, с увеличением проективного покрытия *Betula rotundifolia* покрытие кустистых лишайников уменьшается и в природе можно встретить целый ряд фитоценозов лишайниково-ерниковых тундр с различным соотношением проективных покрытий доминанта *B. rotundifolia* и содоминирующей синузии напочвенных кустистых лишайников. Наоборот, с увеличением покрытия *B. rotundifolia* увеличивается покрытие синузии напочвенных листоватых лишайников (до 15%) из группы *VI*, которые формируют слабо выраженный нижний ярус. Общее проективное покрытие лишайниково-ерниковых фитоценозов в некоторых случаях достигает 100%. Очень часто среди кустистых лишайников доминирует *Cladonia stellaris* за счет уменьшения обилия других лишайников. Кроме доминанта, высшие растения присутствуют отдельными экземплярами и так же, как и напочвенные накипные лишайники, имеют довольно высокую встречаемость, но малое покрытие.

Цетрариево-ерниковые фитоценозы с содоминированием *Cetraria islandica* небольшими участками изредка встречаются на всем протяжении гольцового пояса. Анализ связей *Betula rotundifolia* и *Cetraria islandica* как по признаку совместной встречаемости, так и по проективному покрытию не выявил достоверных сопряженностей. Очевидно, это связано с более узким экологическим диапазоном *Cetraria islandica* и ее довольно узким фитоценотическим оптимумом в условиях повышенного увлажнения в вегетационный период и хорошо развитого снегового покрова зимой. Цетрариево-ерниковые фитоценозы характеризуются трехъярусной вертикальной структурой. Нижний и верхний ярусы сложены соответственно синузиями напочвенных листоватых лишайников и *Betula rotundifolia*, к которой часто примешивается *Salix glauca*. Средний ярус представляет обычно практически чистые заросли *Cetraria islandica*, проективное покрытие которой может достигать 50%. Высшие растения даже с высокой встречаемостью имеют низкое покрытие, и достоверные фитоценотические связи с *C. islandica* отсутствуют.

По западинам данного типа местообитаний формируются цетрариево-ерникокые фитоценозы, общее проективное покрытие которых достигает 80—90%. Характерной чертой подобных сообществ являются позднее начало вегетации (конец июня) и переувлажнение почвы в течение всего вегетационного периода. Если рассматривать совместную встречаемость *Cetraria islandica* и *Vaccinium myrtillus* во всех типах местообитаний, то между ними наблюдается слабая отрицательная сопряженность (r=—0.22), но в условиях повышенного увлажнения летом и хорошо развитого снегового покрова зимой направление связи меняется (r=0.53). Отрицательная сопряженность данных видов, очевидно, объясняется более широкой экологической амплитудой *Cetraria islandica*

в высокогорьях, а резкое возрастание *r* в довольно узком экологическом диапазоне — тем, что у обоих видов здесь находится фитоценотический оптимум. Следует также отметить, что как *C. islandica*, так и *V. myrtillus* имеют положительные сопряженности с напочвенными листоватыми лишайниками из группы *VI* — *Peltigera aphthosa*, *P. horizontalis*, *P. malacea*, *Nephroma arctica*, для которых также свойствен свой фитоценотический оптимум в условиях повышенного увлажнения. Анализ сопряженностей между покрытиями *Vaccinium myrtillus*, *Cetraria islandica* и напочвенными листоватыми лишайниками показал очень слабые положительные недостоверные связи, хотя ожидалась тесная зависимость. Очевидно, несмотря на то что фитоценотический оптимум у них лежит в условиях повышенного увлажнения, имеются еще какие-то факторы, которые влияют на величину проективного покрытия данных видов. Цетрариево-черниковые фитоценозы имеют трехъярусную вертикальную структуру. Нижний ярус сложен напочвенными листоватыми лишайниками, проективное покрытие которых колеблется от 10 до 20%; средний — *Cetraria islandica* с проективным покрытием от 20 до 60% и верхний — *Vaccinium myrtillus* (50—70%).

В заключение следует отметить, что между указанными основными типами местообитаний существует ряд переходных, которые занимают гораздо меньшие площади. Выделенные экологически сопряженные группы видов хорошо отражают различные стадии разрушения грубообломочного материала. По мере накопления мелкозема усложняется синузиальное строение фитоценозов. Большинству местообитаний соответствует своя доминирующая синузия. С наиболее широко распространенными доминантами из высших растений (*Dryas oxyodonta*, *Betula rotundifolia*), которые являются типичными высокогорными видами, содоминирующие лишайниковые синузии имеют отрицательные фитоценотические связи; с *Vaccinium myrtillus* — видом, зашедшим в высокогорья из нижних поясов, фитоценотическая зависимость не обнаружена.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. (1975). Растительный мир высокогорного Урала. — Еленкин А. А. (1901). Лихенологическая экскурсия на Кавказ в 1899 г. Изв. СПБ бот. сада, 8. — Золотовский М. В. (1938). Очерк растительности Алтайского государственного заповедника. Тр. Алтайск. гос. заповед., 2. — Куваев В. Б. (1961). К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии. Бот. ж., 46, 3. — Нифонтова М. Г. (1967). Последействие обезвоживания и высоких температур на фотосинтез лишайников. Изв. СО АН СССР, 2, 10. — Ниценко А. А. (1971). Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. — Окснер А. М. (1961). Взаємовідношення між лишайниками в літотичних угрупуваннях степових заповідників України. Укр. бот. ж., 18, 6. — Окснер А. Н. (1974). Определитель лишайников СССР. 2. — Седельникова Н. В. (1974). Фитомасса лишайниковых синузий гольцового пояса Кузнецкого Алатау. Растит. ресурсы, 10, 2. — Смит Дж. М. (1976). Модели в экологии. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. 1. Л. — Терентьев П. В., Н. С. Ростова. (1977). Практикум по биометрии. — Трасс Х. Х. (1965). Лишайниковые синузии как компонент биогеоценозов (экосистем). В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Юрцев Б. А. (1964). Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята. Геоботаника, 16. — Nienburg W. (1926). Anatomie der Flechten. In: K. Linsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie, 6, Berlin.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 14 IV 1978.

УДК 581.9 (22) (265.51)

С. С. Харкевич, Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов,
М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА КАРАГИНСКИЙ (БЕРИНГОВО МОРЕ)

S. S. KHARKEVICH, T. G. BUCH, V. YU. BARKALOV, M. YU. GORSHKOV, A. E. KOZHEVNIKOV. CONTRIBUTION TO THE FLORA OF VASCULAR PLANTS OF KARAGINSKY ISLAND (BERING SEA)

Для о. Карагинский приводится дополнительно 137 видов сосудистых растений, выявленных в результате обработки собранного в 1976 г. гербария по четырем конкретным флорам, включающим 292, 252, 259 и 301 вид. Впервые для острова указываются эндемы востока Северной Азии: *Cardamine victoris* N. Busch, *Draba ochroleuca* Bunge, *Thlaspi kamtschaticum* Karav., *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz., *Bryanthus gmelinii* D. Don. Собраны новые для Камчатки, а также общие с Северной Америкой виды. Впервые для СССР приводится *Papaver alascanum* Hult. Ставится вопрос об объявлении острова заповедным и создании Камчатского островного заповедника.

В связи с проведением в 1974—1976 гг. флористических исследований в Камчатской обл. (Харкевич, Буч, 1976; Харкевич и др., 1977) представилась возможность посетить в 1976 г. о. Карагинский, расположенный в Беринговом море у восточного побережья п-ова Камчатка. Остров простирается в меридиональном направлении почти на 100 км и занимает площадь около 2 тыс. км^2. От материка он отделен проливом Литке, ширина которого в наиболее узком месте 21 км. Высшая точка на острове 912 м над ур. м.

О. Карагинский издавна привлекал внимание исследователей, и на нем проводили сборы многие ботаники. Свод литературных и оригинальных данных, относящихся к сосудистым растениям, приведен В. Н. Ворошиловым, Н. Н. Гурзевковым и П. Г. Горовым (1971).

Нам удалось изучить на о. Карагинский четыре конкретные флоры (КФ). Кроме сотрудников Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР С. С. Харкевича и Т. Г. Буч, в состав отряда входили студенты биолого-почвенного факультета Дальневосточного государственного университета В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников, А. А. Смирнов и А. И. Заворотний. Обследованы КФ, охватывающие самые высокие участки на острове:

1. Бассейн р. Маркеловка, от литорали до гольцов, 25 VII—5 VIII 1976; Харкевич, Буч, Кожевников и Заворотний, 292 вида.
2. Западный макросклон г. Высокая, от каменноберезняков до гольцов, 15—30 VIII 1976, Харкевич, Буч, Смирнов, 252 вида.
3. Западный и восточный (до литорали) макросклоны горы Туманная, 15—30 VIII 1976, Баркалов, Заворотний, 259 видов.
4. Западный и восточный (до литорали) макросклоны горы Перевал, 15—30 VIII 1976, Горшков и Кожевников, 301 вид (рис. 1).

В работе Ворошилова и др. (1971) приведен перечень собранных ими в 1967 и в 1969 гг. 314 видов, включая три таксона, не идентифицированных до вида (*Draba* sp., *Ptarmica* sp., *Senecio* sp.); под самостоятельными номерами даны также внутривидовые таксоны (*Tilingia ajanensis*, *Aster consanguineus*). Отдельного номера заслуживает вид *Juncus haenkei* E. Mey., указанный без номера. Таким образом, число видов, приведенных Ворошиловым и др., по оригинальным данным, составляет 310.

По литературным данным те же авторы привели еще 64 вида. Но некоторые из них уже указаны в списке под другими (приоритетными) названиями: *Carex pyrophila* Gang. (*C. macloviana* auct. non D'Urv.), *C. schmidtii* Meinsh. (*C. lineolata* Cham. ex V. Krecz.), *Salix arctica* Pall. (*S. pallasii* Anderss.), *Cerastium fischeranum* Sér. (*C. unalaschkense* Takeda), *Conioselinum kamtschaticum* Rupr. (*C. gmelinii* Cham. et Schlecht.), *Mertensia*

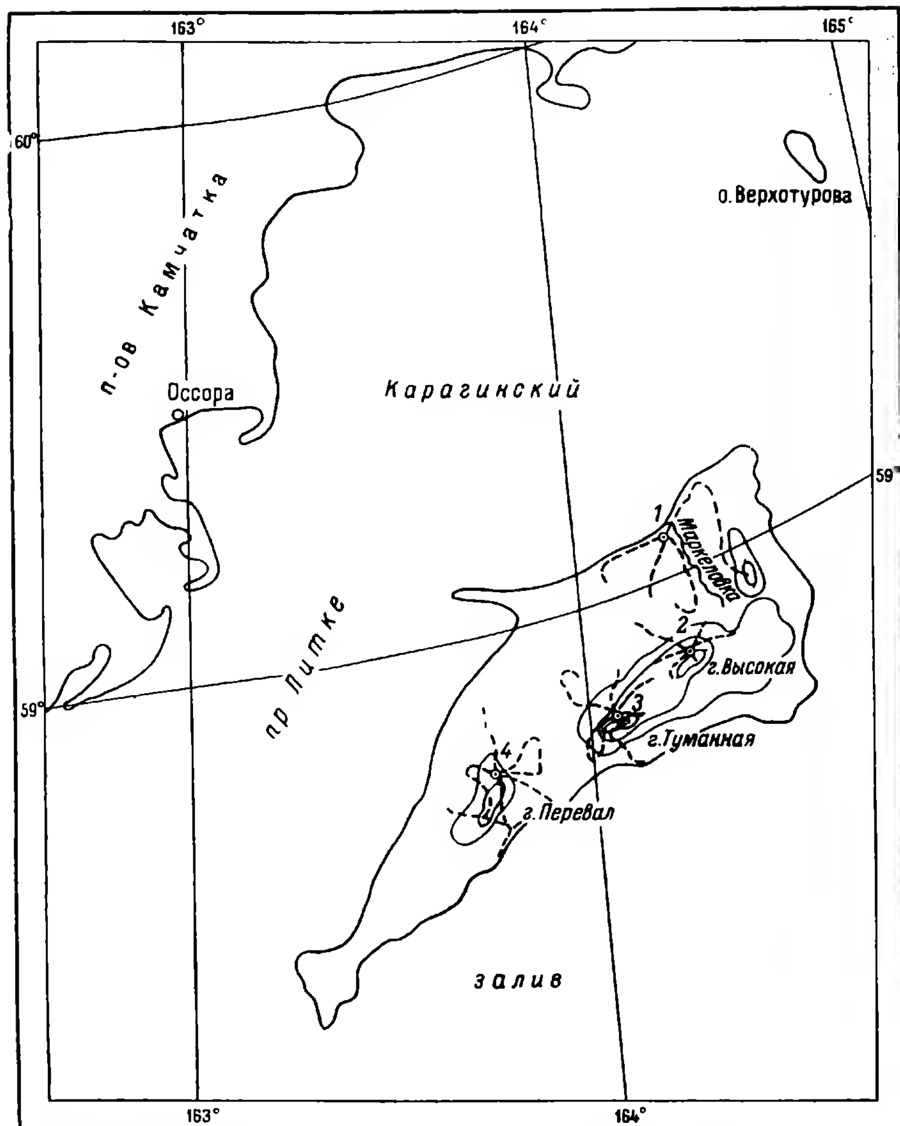


Рис. 1. **Радиальные маршруты (обозначены *штриховыми линиями*) по изучению конкретных флор сосудистых растений на о. Карагинский в 1976 г.**

kamczatica (Turcz.) DC. (*M. longistyla* Ledeb.), *Pedicularis labradorica* Wirsing (*P. euphrasiodes* Steph.).

Приводимый Ворошиловым и др. (1971) перечень литературных данных о видовом составе сосудистых растений не является исчерпывающим. Так, пропущены указанные И. К. Шишкиным (1936) виды: *Carex tolmiei* Boot, *Oxytropis campestris* DC., *O. maydelliana* Trautv., *Hippuris tetraphyla* L. f., *H. vulgaris* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench.

Другие литературные указания до сих пор не были подтверждены или сомнительны. Так, не приводится для Камчатки *Carex norvegica* Retz., а для Северо-Востока — и *C. vesicaria* L. (Егорова, 1966а). Подлежит исключению *C. podocarpa* R. Br., так как, согласно данным Т. В. Егоровой, на острове произрастает близкий вид *C. koraginensis* Meinsh. Для о. Карагинский А. К. Скворцов (1966) не приводит также иву *Salix erythrocarpa* Kom., известную лишь из нескольких пунктов в южной части п-ова Камчатка. А. К. Скворцов указывает для острова *S. rotundifolia* Trautv., хотя и отмечает, что ее образцы не бесспорны. Не приходится также сомневаться в том, что на острове растет лишь один вид купальницы. А. И. Тол-

мачев (1971), солидаризуясь с Хультеном (Hultén, 1928), приводит для острова и расположенных севернее территорий *Trollius membranostylis* Hult. По его мнению, *T. riederanus* Fisch. et Mey. распространен южнее. Но в более поздней работе Хультена (Hultén, 1968), не цитированной А. И. Толмачевым, для Дальнего Востока приводится лишь последний вид. Не подтверждено произрастание на острове также *Ranunculus affinis* R. Br., ближайшие местонахождения которого, согласно Толмачеву (1971), известны с Центральной Камчатки и о. Беринга. Не растет на острове также *R. japonica* Thunb. *Ptarmica alpina* (L.) DC., приведенная по литературным данным как *Achillea sibirica* Ledeb., В. П. Бочанцевым (1961) для Камчатки не указывается.

Вряд ли следовало приводить *Ranunculus aleuticus* Mertens со ссылкой на Хультена (Hultén, 1928), который указывал этот вид на основании данных Мертенса 1830 г. с вопросительным знаком и примечаниями: «Я не знаю, что имел в виду Мертенс» (с. 121). Аналогичная ситуация и с *Koeleria cristata* (L.) Pers. (*K. gracilis* Pers.), указанной тем же автором. Хультен отмечает, что находка требует дальнейшего подтверждения. Н. Н. Цвелев (1976) не приводит этого вида для соответствующего флористического района.

Что касается *Anemone parviflora* Michx., то мы разделяем точку зрения Ю. П. Кожевникова (1976), считающего, что произошла путаница этикеток, в результате чего растение, собранное Мертенсом на побережье Берингова залива, ошибочно было отнесено к флоре о. Карагинский. Мы вели интенсивный поиск этого вида на острове, но безуспешно. В связи с этим возникает сомнение и в произрастании на острове *Koeleria asiatica* Domin, обнаруженного Н. Н. Цвелевым в сборах Мертенса с о. Карагинский под неправильным определением «Trisetum spicatum» (Пробатова, 1973; Цвелев, 1976). Хотя предпринятый нами поиск этого злака и не увенчался успехом, мы не исключаем полностью возможности его нахождения ввиду наличия типичных для него экотопов, а также былых указаний для острова *K. cristata*. Нами также найдены на острове *Puccinellia wrigthii* (Scribn. et Merr.) Tzvel. и *Rumex pseudoxyria* (Tolm.) Khokhr., сопутствующие *K. asiatica* на юго-западной оконечности Корякского нагорья (Харкевич, Буч, 1976).

Предпринятая С. С. Харкевичем совместно с Н. Н. Цвелевым ревизия камчатских одуванчиков показала, что приведенные Ворошиловым и др. виды *Taraxacum chamissonis* Greene и *T. koraginicola* Kom., а также указанный по литературным источникам *T. koraginense* Kom. являются синонимами *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. Сомнение в отношении видовой самостоятельности *T. koraginense* высказывалось еще ранее (Шишкин, Цвелев, 1964).

В связи с этим подлежат исключению из числа указанных по литературным источникам 13 видов.

Некоторые виды, приведенные Ворошиловым и др. по собственным сборам и собранные также нами, в этой работе трактуются иначе и приводятся под другими названиями: *Eriophorum russeolum* Fries (вместо *E. chamissonis* C. A. Mey.), *Carex schmidtii* Meinsh. (*C. lineolata* Cham. ex V. Krecz.), *C. tolmiei* Boott (*C. melanostoma* Fisch. ex V. Krecz.), *C. cryptocarpa* C. A. Mey. (*C. lyngbyei* auct. non Hornem.), *Erigeron komarovii* Botsch. (*Aster consanguineus* Ledeb.), *E. koraginensis* (Kom.) Botsch. (*A. koraginensis* Kom.).

Из 310 видов растений, собранных на острове Ворошиловым и др., нам удалось собрать 255 видов. Таким образом, в наши сборы не попали 55 видов, в том числе значительное количество рудеральных растений, собранных Ворошиловым и др. (1971) в основном в наиболее посещаемой и измененной хозяйственной деятельностью прибрежной полосе центральной части западного макросклона, где в свое время располагались поселки Ягодное и Островное.

Перечислим приведенные Ворошиловым и др. (1971) по литературным данным и собранные нами виды (с указанием КФ): *Athyrium filix-femina*

(L.) Roth (1, 3, 4), *Equisetum variegatum* Schleich. (2, 3, 4), *Lycopodium clavatum* L. (2, 3,), *Trisetum sibiricum* Rupr. (1—4), *Carex lugens* H. T. Holm (3), *C. vanheurckii* Muell. Arg. (1, 2), *Juncus biglumis* L. (1—3), *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. (1, 3), *Salix reticulata* L. (1—4), *S. ovalifolia* Trautv. (3), *Ranunculus eschscholtzii* Schlecht. (1—4), *R. sulphureus* C. J. Phipps (1—4), *Papaver microcarpum* DC. (1, 2, 4), *Parrya nudicaulis* (L.). Regel (1—4), *Rorippa palustris* (L.) Bess. (1, 4), *Astragalus umbellatus* Bunge (4), *Oxytropis leucantha* (Pall.) Bunge (4), *O. longipes* Fisch. (1—4), *O. nigrescens* (Pall.), Fisch.? ssp. *arctobia* (Bunge) Hult. (1, 2), *Viola biflora* L. (? *V. avatschensis* W. Beck. et Hult.) (2), *Pedicularis willdenovii* Vved. (1, 3, 4), *Lagotis glauca* Gaertn. (*L. gmelinii* Cham. et Schlecht.) (3, 4), *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. (1—4), *Hieracium triste* Willd. (1—4).

Из указанных Ворошиловым и др. (1971) видов по литературным данным нам не удалось собрать 20 видов. В отношении *Erigeron unalaschkensis* Vierh. следует отметить, что автор обработки рода во «Флоре СССР» В. П. Бочанцев (1959) считает его синонимом *E. humilis* J. Grah. По сборам, проведенным Харкевичем и Буч в 1976 г. на горе Ледяной (Корякское нагорье), мы склонны считать этот вид самостоятельным и поэтому не исключаем возможности нахождения его на о. Карагинский.

И. Т. Васильченко описал по сборам К. Д. Логиновского 1910 г. с о. Карагинский новый для науки вид остролодочника *Oxytropis marina* Vass., вошедший во «Флору СССР» (т. VIII, 1948, с. 70). В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде сборов по этому виду нет. К сожалению, нам не удалось разыскать тип вида. И. Т. Васильченко (1960) сближал описанный им вид с *O. adamsiana* (Trautv.) Vass. (descr. ross.), переименованный сейчас в *O. vassilczenkoi* Jurtz. и собранный нами.

Л. С. Плотникова и Т. В. Трулевич (1974), работавшие на острове в 1969 г. одновременно с Ворошиловым и др., для средней части западного побережья приводят *Carex dominii* Lévl. et Vaniot. (*C. diastena* V. Krecz.), преобладающую наряду с другими видами траянистых растений «. . . на очень сырых лугах, в западинах и нижних частях склонов речных долин». Они указали впервые для острова *Equisetum palustre* L., *Carex appendiculata* (Trautv.) Kük., *C. nigrita* Fisch. ex Boeck., *Ranunculus pygmaeus* Wahl., *Pedicularis chamissonis* Stev.

Ворошилов и др. (1971) не считали флору о. Карагинский исчерпывающе изученной и предполагали возможность нахождения не только новых видов и родов, но и семейств. Наши сборы подтвердили этот прогноз. Так, нами выявлены новые для острова семейства *Selaginellaceae*, *Isoëtaceae*, *Potamogetonaceae* и *Callitrichaceae*. Не было указано в их списке сем. *Hippuridaceae*, два вида которого приводилось для острова рядом исследователей (Шишкин И., 1936). Нами выявлен в водоемах во всех четырех КФ *Hippuris vulgaris* L.

Кроме того, новыми для острова родами являются: *Polystichum*, *Arctagrostis*, *Bromopsis*, *Kobresia*, *Dactylorhiza*, *Atragene*, *Batrachium*, *Arabis*, *Chyrososplenium*, *Acomastylis*, *Filipendula*, *Lomatogonium*, *Castilleja*, *Utricularia*, *Arnica*, *Picris*.

Приводим (по системе Э. А. Энглера) 137 видов, впервые собранных нами на острове. Звездочкой отмечены виды, не указанные для Камчатки В. Н. Ворошиловым (1966). Цифра после названия вида означает присутствие вида в одной из четырех КФ.

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. 1. На опушке зарослей ольховника, среди камней, редко.

**Polystichum braunii* (Spenn.) Fée. 4. Под пологом ольховника, один раз, редко.

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt. 1, 2, 4. В подгольцовом поясе, под пологом ольхового стланика, редко.

Botrychium boreale Milde. 1, 3, 4. Задернованные склоны у ручьев, с *Poa arctica*, *Erigeron komarovii*, *Taraxacum ceratophorum* и др., редко.

Equisetum boreale Bong. 2. На галечнике, вдоль ручья, в массе.

E. komarovii Iljin. 4. В понижении поймы реки с *Calamagrostis langsdorffii* и *Carex pyrophila*, встречен дважды, заросли.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. ssp. *selago*. 1—4. Подгольцовый пояс, в зарослях ольховника, редко.

H. selago ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve. 2—4. Горная тундра, часто В. Н. Ворошиловым и др. (1971) этот вид приводился без подразделения на подвиды.

Diphasium complanatum (L.) Rothm. 1. На поляне среди куртин кедрового стланика, на каменистом субстрате, редко.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron. 1—4. Скалы, каменистые россыпи, в гольцовом поясе, редко.

Isoëtes asiatica (Makino) Makino. 3. В небольшом озере с каменисто-илистым дном, в поясе каменноберезняков на западном макросклоне, в массе.

Potamogeton natans L. 1. В озере на каменистом морском берегу, заросли, один раз.

P. pectinatus L. 1. В озере, в устье речки, один раз, в массе.

P. tenuifolius Rafin. 1. В озерце, в подножье сопки в устьевой части речки, часто.

**Agrostis kudoi* Honda. 1, 3, 4. На выровненных водораздельных участках, на нивальных лужайках, в массе, часто.

**A. mertensii* Trin. 1—4. Слабозадернованные склоны у ручьев, горная тундра, часто.

**A. scabra* Willd. 1. На голых глинистых пятнах в тундре, на каменистом морском берегу, редко.

Alopecurus steinegeri Vasey. 1—4. Всюду вдоль ручьев, на нивальных лужайках, с *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga rivularis* и др., часто.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. 1—4. На галечниках у ручьев, заросли, часто.

**Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub. 2—4. Слабозадернованные сухие склоны вдоль ручьев, склоны морского побережья, с *Poa alpigena*, *Festuca rubra*, *Taraxacum ceratophorum* и др., часто.

**Calamagrostis holmii* Bunge. 3. На щебнисто-глинистых наносах у ручья, на восточном побережье, на высоте около 200 м над ур. м., одна довольно большая куртина.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scribn. 1, 2, 4. Повсеместно в кустарничково-лишайниковой тундре.

**C. sesquiflora* (Trin.) Tzvel. 1—3. В горной тундре, почти повсеместно, единичные экземпляры.

Deschampsia beringensis Hult. 3. На слабозадернованном склоне у ручья в поясе каменноберезняков, редко. В. Н. Ворошиловым (1966) на Камчатке приведен лишь для Большерецка.

**D. borealis* (Trautv.) Roshev. 1, 4. На сырых песчано-галечниковых участках вдоль ручьев, часто.

**D. brevifolia* R. Br. 2. В нивальном понижении, один раз, в массе.

**D. glauca* C. Hartm. 1—4. Повсеместно на задернованных склонах вдоль ручьев, на выровненных водораздельных участках, в массе.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. 2. На галечнике вдоль ручья, в массе.

**Elymus kronokensis* (Kom.) Tzvel. ssp. *subalpinus* (L. Newm.) Tzvel. 1, 3, 4. На слабозадернованных скалистых склонах, у останцов, с *Festuca rubra*, *Oxytropis longipes*, *Crepis chrysantha* и др., часто.

**E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. 4. Там же.

**Festuca auriculata* Drob. 4. Щебнисто-глинистые осыпи, редко.

**F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. 1, 4. На каменистых россыпях в гольцовом поясе, редко.

F. eriantha Honda et Tatew. 4. На сухих каменистых склонах у берега моря, в массе.

**F. lenensis* Drob. 2. На каменистых россыпях в гольцовом поясе, редко.

**F. vivipara* (L.) Smith. 3. На глинистых сырых пятнах горной тундры с *Juncus castaneus*, *J. biglumis*, *Cardamine victoris*, редко.

Hierochloë pauciflora R. Br. 1. На осоково-сфагновом болоте в подножье сопки в устье р. Маркеловка, один раз, в массе.

Poa nemoralis L. 2. На скалистом склоне на опушке зарослей ольховника, часто.

P. palustris L. 4. Луг в поясе каменноберезняков, редко.

**P. paucispicula* Scribn. et Merr. 2, 4. На сырых щебнистых россыпях в гольцовом поясе, редко.

**P. shumushuensis* Ohwi. 1, 3, 4. В местах долгого лежания снега в гольцовом поясе, редко.

**P. sublanata* Reverd. 4. На песчано-галечниковых наносах у ручья, редко.

**Carex capillaris* L. 1, 3. Сырые щебнисто-глинистые участки горной тундры, редко.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. 2—4. Задернованные галечники, часто.

**C. glacialis* Mackenz. 2. Щебнисто-глинистые участки горной тундры, очень редко.

C. gynocrates Wormsk. 1, 3. Осоково-сфагновые болота, с *Andromeda polifolia* и *Drosera rotundifolia*, часто.

C. limosa L. 1, 3. По берегам озер, часто.

C. livida (Wahl.) Willd. 1. Низовое болото в устье реки, с *Trichophorum alpinum*, в массе.

**C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. 1, 4. Щебнисто-глинистые участки горной тундры. редко.

C. micropoda C. A. Mey. 1, 2. Тальвеги и склоны ручьев, у тающих снежников в подгольцовом поясе, часто.

C. rotundata Wahl. 1. Заболоченная низина среди зарослей кедрового стланика, редко.

C. saxatilis L. 2. На заболоченном конусе выноса в долине речки, часто.

**C. scirpoidea* Michx. 1—4. Нивальные лужайки, горная тундра, по склонам пересыхающих ручьев, часто.

C. soczavaeana Gorodk. 3. Осоково-кустарничковое болото в поясе каменноберезняков, редко.

C. subspathacea Wormsk. ex Hornem. 1. Тамповые луга в устье р. Маркеловка, образует очень плотное задернение.

C. tenuifolia Walh. 1. Сфагновое болото в устье р. Маркеловка с *C. gynocrates*, часто.

**C. vaginata* Tausch. 4. На поляне среди зарослей кедрового стланика в подгольцовом поясе, очень редко.

**Kobresia simpliciuscula* (Wahl.) Mackenz. 1—3. Щебнисто-глинистые участки горной тундры, солифлюкционные шлейфы по склонам ручьев, в гольцовом поясе, в массе, редко.

Juncus castaneus Smith. 2—4. Горная тундра, вдоль ручьев, часто.

**J. triglumis* L. 2, 3. На галечниках, сырых глинистых участках тундры, редко.

**Luzula beringensis* Tolm. 1. Горная каменистая тундра, сухие обдуваемые участки, редко.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. 2, 4. Горная тундра, в понижениях, редко.

Corallorhiza trifida Chatel. 2—4. На травянистом склоне у опушки зарослей ольховника; осоково-кустарничковое болото, редко.

Dactylorhiza aristata (Fisch. ex Lindl.) Soó. 3. Сырые солифлюкционные шлейфы у ручьев, в поясе каменноберезняков, часто.

Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb. 1. Лужайка на каменистом склоне у ручья, заросли.

**S. schwerinii* E. Wolf. 4. Заросли вдоль ручьев, редко.

**Rumex pseudoxyria* (Tolm.) Khokhr. 1—4. На каменистых россыпях в гольцовом поясе, часто.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum*. 2, 4. На сырых осыпях и каменистых россыпях в гольцовом поясе, часто.

C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. 1—4. На осыпях и каменистых россыпях, в подгольцовом поясе, часто. Ворошиловым и др. (1971) этот вид приводился без подразделения на подвиды.

**Gastrolychnis affinis* (J. Vahl. ex Fries) Tolm. et Kozh. 1—4. Скалистые останцы и каменистые россыпи, в гольцовом поясе, единично, редко.

**Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf. 1—4. В кустарничково-лишайниковой тундре, в гольцовом поясе, реже в подгольцовом, часто.

**Sagina intermedia* Fenzl. 1—4. На галечниках, слабозадернованных склонах у ручьев, часто.

**Silene stenophylla* Ledeb. 1. Щебнисто-глинистые открытые участки на вершине сопки, в поясе кедрового стланика, очень редко.

Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong. 2—4. В верховье ручьев, с *Saxifraga rivularis*, *Chrysosplenium kamtschaticum* и др., часто.

S. eschscholtziana Fenzl. 2, 3. Осыпи в гольцовом поясе, редко.

**S. fischerana* Sér. 4. Галечники в подгольцовом поясе, редко.

**S. monantha* Hult. 1. Каменистые россыпи, в гольцовом поясе, очень редко.

**S. laeta* Richards. 2, 3. На сырых осыпях в гольцовом поясе, часто.

S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir. 4. Берега ручьев, в подгольцовом поясе, редко.

Atragene ochotensis Pall. 2, 4. На скалистом склоне у ручья среди зарослей ольховника и кедрового стланика, в подгольцовом поясе, очень редко.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. 1. По берегам ручья в устье р. Маркеловка, очень редко.

**Ranunculus borealis* Trautv. 2, 3. На лугах, в долинах рек, часто.

R. nivalis L. 4. По берегам ручьев, галечникам, сырым защищенным каменистым россыпям, часто.

Thalictrum thunbergii DC. 1—4. На задернованных склонах у ручьев и склонах морского побережья, с *Bromopsis pumpelliana*, *Festuca rubra*, *Elymus kronokensis* и др., часто.

**Papaver alascanum* Hult. 3. Каменистые россыпи обохренных песчаников в верховьях ручья, в голвцовом поясе, редко.

**P. pulvinatum* Tolm. ssp. *tschuktschorum* Tolm. 1—4. На каменистых осыпях и россыпях, с *Rumex pseudoxyria*, *Saxifraga serpyllifolia* и др., часто.

Arabis stelleri DC. 4. Слабозадернованные склоны у ручьев в подгольцовом поясе, очень редко.

Cardamine bellidifolia L. 1, 2, 4. Слабозадернованные склоны у ручьев, каменистые россыпи, осыпи, часто.

**C. victoris* N. Busch. 1, 3. Сырые глинистые участки в подгольцовом и гольцовом поясах, редко, в массе.

Draba hirta L. 3. Щебнисто-глинистые склоны, в подгольцовом поясе, с *Thlaspi kamtschaticum*, *Senecio resedifolius*, *Erigeron komarovii*, редко.

D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch. 1, 3, 4. Каменистые осыпи, останцы, с *Thlaspi kamtschaticum*, *Artemisia glomerata*, *Senecio resedifolius* и др., редко.

**D. ochroleuca* Bunge. 3. На каменистых россыпях обохренных песчаников, у снежников, очень редко.

**D. stenopetala* Trautv. 2. В расщелинах скал, на останцах в гольцовом поясе, очень редко.

Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag. 1, 2, 4. Песчано-глинистые наносы у ручьев, с *Cardamine umbellata*, *Epilobium palustre* и др., часто.

**Thlaspi kamtschaticum* Karav. 1—4. Щебнисто-глинистые осыпи, галечники, слабозадернованные окалистые склоны у ручьев, местами часто.

Sedum purpureum (L.) Schult. 1—4. На слабозадернованных сухих склонах морского побережья и ручьев, редко.

Chrysosplenium kamtschaticum Fisch. 2—4. Переувлажненные незадернованные галечники у ручьев, с *Claytonia sarmentosa*, *Stellaria calycantha*, *Saxifraga rivularis* и др., редко, в массе.

Saxifraga cernua L. 4. Единичные экземпляры на скалистых останцах у ручья, очень редко.

S. cherlerioides D. Don. 1—4. Скалы, каменистые россыпи осыпи, в подгольцовом и гольцовом поясах, очень часто.

**S. foliolosa* R. Br. 3, 4. Сырая горная тундра, солифлюкционные шлейфы, редко.

S. nivalis L. 1, 2, 4. Сырые скалы у ручьев, редко.

**S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. 1—4. В долине ручьев, на нивальных лужайках, часто, в массе.

**S. unalaschkensis* Sternb. 1—4. Щебнисто-глинистые склоны, сырые скалы, у останцов, единично, часто.

Acomastylis rossii (R. Br.) Greene. 2, 4. На задернованных участках у ручьев, редко.

Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim. 4. У ручья на западном макросклоне, в поясе каменноберезняков, один раз, заросли.

Geum aleppicum Jacq. 4. У ручья, под пологом куста ольхового стланика, несколько экземпляров, с *Polystichum braunii*, редко.

**Potentilla hookerana* Lehm. 4. В трещинах скал у ручья, единично.

**P. hyparctica* Malte 4. На склоне у ручья на границе подгольцового и гольцового поясов, очень редко.

Rosa acicularis Lindl. 1. На опушке зарослей кедрового стланика на гребне, очень редко.

R. kamtschatica Vent. 2, 4. Среди зарослей ольхового стланика, в подгольцовом поясе, редко.

Astragalus polaris Benth. (*A. atlasovii* Kom.) 3, 4. Слабозадернованные склоны у останцов на восточном макросклоне, с *Oxytropis longipes*, *Erigeron komarovii*, редко, в массе.

Oxytropis maydelliana Trautv. 3. Каменистые осыпи, гребни, с *Allium strictum*, *Sieversia pusilla*, *Polemonium boreale* и др., один раз, редко.

**O. vassilczenkoi* Jurtz. 1. Глинисто-каменистые участки приморской тундры на левом берегу р. Маркеловка, в устье, в массе, аспект.

Callitriche palustris L. 3. В озерцах, в поясе каменноберезняков на западном макросклоне, с *Isoëtes asiatica*, редко.

**Epilobium anagallidifolium* Lam. 1—3. Нивальные лужайки, у ручьев, редко, в массе.

E. glandulosum Lehm. В пойме ручья, у воды, в подгольцовом поясе, редко.

Pyrola incarnata (DC.) Freyn. 4. На опушке среди зарослей кедрового стланика, в подгольцовом поясе, очень редко.

Bryanthus gmelinii D. Don. 3. Кустарничково-лишайниковая тундра на западном макросклоне, с *Hierochloë alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum sibiricum* и др., редко.

Androsace filiformis Retz. 1. На песчано-галечниковом берегу озера на коренной террасе, часто.

Primula borealis Duby. 1, 3. На травянистых лужайках у ручьев в подгольцовом и гольцовом поясах, редко, в массе.

Lomatogonium rotatum (L.) Fries ex Nym. 4. На песчаном луговом склоне у берега моря на восточном макросклоне, очень редко.

**Castilleja caudata* (Pennel) Rebr. 1, 2. На травянистых склонах, редко.

**C. pavlovii* Rebr. 2—4. На луговых участках по склонам у ручьев, у останцов, часто.

**C. unalaschcensis* (Cham. et Schlecht.) Malte (рис. 2). 3. Задернованные склоны восточного побережья, с *Festuca rubra*, *Taraxacum lacerum*, *T. ceratophorum* и др., часто.

Pedicularis eriophora Turcz. 1. Горная тундра, редко.

Utricularia intermedia Hayne. 1. В воде на болоте в устье р. Маркеловка, очень часто.



Рис. 2. Соцветие *Castilleja unalaschcensis* (Cham. et Schlecht.) Malte. Фот. С. С. Харкевича.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. 2, 4. Сухие разнотравные глинисто-каменистые склоны, редко.

Arnica unalaschcensis Less. 1. Каменистый открытый склон в поясе кедрового стланика, очень редко.

Artemisia furcata Bieb. 1, 2. Каменистые участки, в гольцовом поясе, редко.

Erigeron humilis J. Grah. 1, 2, 4. На песчано-галечниковых наносах, вдоль ручьев, часто.

**E. thunbergii* A. Gray. 3. Слабо задернованные склоны у ручьев, нивальные лужайки, с *Cardamine victoris*, часто.

Picris kamtschatica Ledeb. 3, 4. Слабо задернованные участки на восточном макросклоне, покрытые луговой растительностью.

**Saussurea tilesii* Ledeb. 3. На платообразной вершине, с *Parrya nudicaulis*, *Arctous alpina* и др., небольшие группы, редко,

**Taraxacum alascanum* Rydb. 1—4. Щебнисто-глинистые, слабо задернованные склоны у ручьев, часто.

**T. carneocoloratum* A. Nels. 4. Каменистые россыпи на вершине, в гольцовом поясе, единично.

**T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. 1—4. Слабо задернованные склоны у ручьев, склоны морского побережья, с *Festuca rubra*, *Castilleja unalaschcensis*, *Taraxacum lacerum* и др., часто.



Рис. 3. *Gentiana algida* Pall. Собрана в гольцовом поясе во всех изученных конкретных флорах. Фот. С. С. Харкевича.

**T. lacerum* Greene. 3. Слабо задернованные склоны у моря на восточном макросклоне, с *Poa alpigena*, *Festuca rubra*, *Castilleja unalaschcensis* и др., массово.

**T. stepanovae* Worosch. 4. Луга в долинах речек, в подгольцовом поясе часто.

Во флоре сосудистых растений о. Карагинский не выявлено эндемичных видов, отсутствие которых объясняется, по-видимому, недавним отделением острова и малой удаленностью его от материка. Однако ряд собранных видов представляет значительный флористический и ботанико-географический интерес. В частности, очень интересны находки на острове таких эндемов Северной Азии, понимаемой нами в границах, принятых в атласе «Эндемичные высокогорные растения Северной Азии» (1974), как *Cardamine victoris*, *Draba ochroleuca*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Bryanthus gmelinii*. Характеристика распределения эндема Северо-Восточной Азии *Thlaspi kamtschaticum*, приуроченного в основном к Камчатской обл., дана А. Н. Беркутенко (1976). Нами этот вид выявлен в составе всех изученных КФ на о. Карагинский, на приречных галечниках, каменистых россыпях, осыпях и слабо задернованных скалистых берегах речек в подгольцовом и гольцовом поясах.

Редкий вид папоротника *Polystichum braunii*, впервые собранный на о. Карагинский, был известен с Командорских островов и для п-ова Камчатка не указывался (Ворошилов, 1966). Впервые указан для острова редкий реликтовый вид *Isoëtes asiatica*. Наиболее существенно пополнен спи-



Рис. 4. *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey. Встречена лишь в центральной части острова. Фот. С. С. Харкевича.

сок злаков (29 видов). В. Н. Ворошилов (1966) не приводит для Камчатки *Festuca auriculata*, *F. lenensis* и *F. vivipara*. Н. Н. Цвелев (1976) указывает для Камчатки *F. vivipara*, *F. lenensis* — лишь для р. Камчатка, а *F. auriculata* — для Арктического р-на. Из 16 видов осоковых, впервые приводимых для острова, новыми для Камчатки, в понимании В. Н. Ворошилова (1966), являются *Carex glacialis*, *C. melanocarpa*, *C. vaginata*, *Kobresia simpliciuscula* и др.

Представляется интересным рассмотреть распространение видов по изученным КФ. 70% видов, собранных нами, встречается во всех или по крайней мере в трех КФ. Это свидетельствует о высокой степени флористической целостности острова. К широко распространенным видам относятся: *Selaginella sibirica*, *Cardamine microphylla* Adam, *Sedum purpureum*, *Gentiana algida* Pall. (рис. 3) и др. К северной части острова приурочено 11% видов. Так, только в КФ 1 и 2 отмечены *Potamogeton natans*, *P. pectinatus*, *P. tenuifolius*, *Carex rotundata*, *Salix saxatilis*, *Silene stenophylla*, *Arnica unalaschcensis* и др. 7% видов, собранных только в КФ 3 или встречающихся также в КФ 2, приурочено к центральной части острова. Примером таких видов могут быть *Isoëtes asiatica*, *Dactylorhiza aristata*, *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey. (рис. 4), *Bryanthus gmelinii* и др. К южной части острова приурочено 12% видов, собранных только в КФ 4 или встречающихся также в КФ 3. К таким видам относятся *Stellaria umbellata*, *Arabis stelleri*, *Saxifraga cernua*, *Filipendula camtschatica*, *Picris kamtschatica* и др.

Важным фактором, определяющим не только продолжительность и ход вегетации, но и распределение растительности, является снежный покров. В конце августа 1976 г. на западном макросклоне можно было наблюдать большое количество снежников (рис. 5), окаймляемых, особенно по нижней кромке, комплексами хионофильных растений: *Lloydia serotina*



Рис. 5. Гора Высокая. Обильные снежники создают благоприятную обстановку для развития хионофильных растений. 21 VIII 1976 г. Фот. С. С. Харкевича.

(L.) Reichb., *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga merckii* Fisch., *Primula cuneifolia* Pall., *Lagotis glauca* Gaertn. и др. На участках, где поздно сходит снег, приходилось наблюдать в массе низкорослые, цветущие формы *Deschampsia glauca* C. Hartm., *Carex koraginensis*, *Parnassia palustris* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Saussurea nuda* Ledeb. и др. Складывается впечатление, что здесь происходит дифференциация многих видов на хионофильные и хионофобные формы.

Следует обратить внимание на морфологические и биологические особенности некоторых видов. Так, женские колоски *Carex nigrita* Fisch. ex Boeck., собранной на горах Туманной и Перевал, внизу имели мужские цветки. Большим внутривидовым многообразием на острове отличается *Carex koraginensis* Meinsh. Впервые за три года работы на севере Камчатской обл. удалось наблюдать вивипарную форму *Oxyria digyna* (L.) Vill. в районе горы Высокой. Довольно часто встречающаяся в Камчатской обл. *Stellaria eschscholtziana* Fenzl выявлена нами лишь на горах Туманной и Высокой. Собранные здесь образцы отличаются отсутствием опушения, представленного лишь на чашелистиках. *Cardamine microphylla* Adam распространена по всему острову. На горе Перевал у некоторых образцов наблюдается значительное количество клиновидных листьев, характерных для чукотского вида *C. sphenophylla* Jurtz. Широко распространен на острове кустарник *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, не проявляющий морфологической дифференциации, но в цирке в гольцовом поясе на горе Высокой собран образец, резко отличающийся мелкими цветками, узкими листочками и редкими длинными волосками. Широко распро-

страненные на острове виды *Phyllodoce aleutica* (Spreng.) Heller и *Ph. coerulea* (L.) Bab. имеют переходные формы, являющиеся, по-видимому, результатом гибридизации (бассейн р. Маркеловка, гора Высокая). У *Androsace capitata* Willd. ex Roem. et Schult. стрелки достигают 12 см высоты и покрыты длинными курчавыми волосками.

Подводя итог 150-летнему изучению флоры о. Карагинский, отметим, что в ее составе выявлен 501 вид сосудистых растений, относящихся к 205 родам и 64 семействам. В собранном нами гербарии содержится 421 вид, относящийся к 199 родам и 61 семейству. Видовой состав флоры не исчерпан, и дальнейшие, более детальные исследования, несомненно, увеличат ее на несколько десятков видов. Надо полагать, что на о. Карагинский произрастает не менее 550—560 видов, что составляет примерно половину видового состава сосудистых растений Камчатской обл.

Богатство флоры, разнообразие растительных группировок, а также общий интерес к изучению и сохранению изолированных островных экосистем являются важными аргументами в пользу объявления о. Карагинский заповедником и создания Камчатского островного заповедника с включением в него расположенного севернее о. Верхотурова, объявленного в 1976 г. комплексным заказником.

Собранный гербарий хранится в Дальневосточном региональном гербарии БПИ ДВНЦ АН СССР, в г. Владивостоке (VLA).

За оказанную помощь в проведении исследования выражаем благодарность директору Карагинского госпромхоза А. Г. Коваленкову и командиру экипажа вертолета Ю. З. Хамидулину.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1976). *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) на Дальнем Востоке. Бот. ж., 61, 12. — Бочанцев В. П (1959). Род *Erigeron* L. Флора СССР, XXV. — Бочанцев В. П. (1961). Секция *Ptarmica* (DC.) рода *Achillea* L. Флора СССР, XXVI. — Васильченко И. Т. (1960). Новые виды рода *Oxytropis* DC. Бот. материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, 20. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н., Н. Н. Гурзенков, П. Г. Горовой. (1971). К флоре острова Карагинский (Камчатская обл.). В кн.: Биологические ресурсы суши Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Егорова Т. В. (1966а). Род *Carex* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 3. — Егорова Т. В. (1966б). Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. — Кожевников Ю. П. (1976). Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. — Плотникова Л. С., Т. В. Трулевич. (1974). Растительность средней части западного побережья острова Карагинский. В сб.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. — Пробатова Н. С. (1973). Новые и редкие виды злаков (*Poaceae*) с Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 10. — Скворцов А. К. (1966). Сем. ивовых. В кн.: Арктическая флора СССР, 5. — Толмачев А. И. (1971). Род *Trollius* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 6. — Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8. — Харкевич С. С., Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников. (1977). Флора и растительность острова Верхотурова в Беринговом море. Бот. ж., 62, 8. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Шишкин Б. К., Н. Н. Цвелев. (1964). Род одуванчик. Флора СССР, XXIX. — Шишкин И. К. (1936). Материалы к флоре Карагинского острова. Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 20. — Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. (1974). — Hultén E. (1928). Flora of Kamtschatka and the adjacent Islands, II. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 XII 1977

УДК 582.660 (47+57)

Ю. П. Кожевников

ЗАМЕТКА О РОДЕ *MONTIA* L. *(PORTULACACEAE)* В СССР

YU. P. KOZHEVNIKOV. NOTE ON THE GENUS *MONTIA* L. (*PORTULACACEAE*) IN THE U. S. S. R.

Приведены результаты критического исследования рода *Montia* L. на территории СССР. Уточнена номенклатура, дан ключ для определения внутривидовых единиц *Montia fontana* L. — единственного вида рода *Montia*, распространенного в СССР. Один подвид Уолтерса переведен в ранг разновидности.

В процессе обработки сем. *Portulacaceae* для одного из выпусков «Растений Центральной Азии» выяснилось, что до сих пор роду *Montia* в СССР уделялось недостаточное внимание. Во всех до- и послевоенных «Флорах» и «Определителях» была принята ориентация на VI том «Флоры СССР», содержащий данные обработки рода *Montia* О. И. Кузеневой (1936). Обработка эта весьма неудачна, поскольку у автора, видимо, не было возможности ознакомиться с типовым материалом Линнея, а также, вероятно, и Гмелина, виды которого признавались многими западноевропейскими ботаниками.

Однако кажется странным, что вышедшая в 1953 г. статья Уолтерса (Walters, 1953) не попала в поле зрения советских ботаников, имевших дело с родом *Montia* позднее. В своей статье Уолтерс подвел итог исследованиям линнеевской *M. fontana*.

Два вида *Montia* — *M. minor* и *M. rivularis*, указываемые в советской литературе, — описаны К. Гмелином (Gmelin, 1806). Гмелин противопоставлял *M. minor* и *M. rivularis* в основном по размерам растений, которые еще ранее использовал П. А. Михели, который различал *M. aquatica minor* и *M. aquatica major*. По Гмелину, *M. rivularis* достигает высоты 30 см. Кроме того, Гмелин отметил, что последний вид многолетний, а *M. minor* — однолетний. В первоначальном описании *M. minor* имеется примечание «calyx triphyllus, quandoque et stamina 5» (Gmelin, 1806). На известном нам материале из СССР три чашелистика у *Montia* встречаются крайне редко, причем у образцов, у которых преобладают два чашелистика, что и характерно для портулаковых. О тычинках можно судить лишь по немногим образцам, так как почти весь гербарий представлен плодоносящими растениями. Необходимо отметить, что цветков с пятью тычинками мы не обнаружили. В линнеевской системе род *Montia* отнесен к группе *Triandria*, *Trigynia*. Кроме того, в старых работах (например, Schübler, Martens, 1834), где использовано название *M. minor*, указано наличие только двух чашелистиков. Возможно, из-за подобной неясности Уолтерс (Walters, 1953) считает: *M. minor* C. C. Gmel. nomen illeg., quoad descr. По мнению С. К. Черепанова (личное сообщение), название этого вида формально не было незаконным и, по-видимому, его следовало бы считать nomen dubium, quoad descr.

Montia — гидрофильный род и в зависимости от конкретных условий произрастания (в воде или около воды) растения выглядят очень различно. Поэтому неоднократно предпринимались попытки выделить в пределах *Montia* в линнеевском объеме самостоятельные виды, а при более осторожном подходе — разновидности. Это стремление имело под собой основу лишь на первый взгляд. Попытка найти стойкие различия хотя бы по одному признаку (исключая семена) у растений, различающихся габитуально, была безуспешной. Между тем еще А. Шамиссо (Chamisso, 1831) отметил, что только по семенам в роде *Montia* можно выделить группы растений. Он указал, что у *M. minor* C. C. Gmel. и *M. rivularis* C. C. Gmel. семена точно такие же, как у *M. fontana* — мелкие, черные, матовые, густо покрытые бугорками, «ежевидные». Это неправильное мнение несомненно было основано на определениях по признакам вегетатив-

ных органов растений и их габитусу, как это практиковалось до Шамиссо, что и привело его к ошибке при описании *M. lamprosperma*, хотя он и был первым, кто отметил наиболее существенные различия в пределах *M. fontana* s. l. Шамиссо выделил *M. lamprosperma* по крупным пурпурово-каштановым блестящим семенам с легкой ячеистостью.

Нужно еще отметить, что авторами вида *M. fontana* Шамиссо указал Гумбольдта, Бонплана и Кунта (Н. В. К.), которые включили этот вид в свой «гроссбух» (Humbolt et al., 1823), посвященный описанию новых родов из Южной Америки. В сборах Гумбольта и Бонплана могли оказаться обе расы, которые противопоставлял Шамиссо, описывая новый вид по сборам с Алеутских о-вов. Шамиссо был незнаком с материалами Линнея из Европы, и, поскольку при сравнении алеутских растений с европейскими (и/или южноамериканскими) перед ним оказались образцы, отличающиеся от типифицированных, то он, очевидно, посчитал, что растения с северо-востока Азии не могут быть идентичными растениям Европы и Южной Америки. Он сравнивал свою *M. lamprosperma* с образцами, которые были позднее выделены Э. Фенцлем (Fenzl, 1843) в качестве var. *chondrosperma* (LE). Это следует и из рисунков в работе Шамиссо (Chamisso, 1831, табл. 7, fig. 1, 2), где семя *M. fontana* изображено с крупнобугорковатой оболочкой (бугорки четко видны «в профиль» на «киле» семени). Это растение соответствует гмелиновской *M. minor*. На семени *M. lamprosperma* бугорки мелкие и сбоку на «киле» они не выделяются. Фенцль рассматривал *M. lamprosperma* в качестве вариации *M. fontana*. Уолтерс (Walters, 1953) установил, что линнеевский тип *M. fontana* идентичен *M. lamprosperma* Cham., которая, таким образом, является синонимом первого вида. Шамиссо следовало бы обозначить в качестве нового таксона не *M. lamprosperma*, а те растения, которым он противопоставил свой вид, т. е. фактически *M. minor* C. C. Gmel., четко не описанный. Все же систематики стремились использовать эпитет *minor*, хотя и в разной трактовке. В этом отношении особенно интересен следующий факт, касающийся современной номенклатуры *M. fontana* s. l. Г. Шюблер и Г. Мартенс (Schübler, Martens, 1834) различали в пределах *M. fontana* две разновидности (виды Гмелина) со следующими характеристиками: *M. minor* — caulibus erectis, *M. rivularis* — submersa, laxe elongata.

Позднее некоторые ботаники принимали виды *Montia* Гмелина без оговорок. Так, в экземпляре «Flora Rossica», принадлежавшем Траутфеттеру (теперь справочный экземпляр библиотеки Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН), имеются рукописные пометки на полях владельца этих томов, согласно которым *M. minor* C. C. Gmel. он отождествлял с *M. fontana* var. *chondrosperma* Fenzl. Робинсон в своей работе (Robinson, 1897, цит. по: Moore, 1963) вновь вернулся к широкой трактовке *M. fontana*, выделяя в ней две формы по семенам, соответствующие: 1) *M. minor* C. C. Gmel. и 2) *M. rivularis* C. C. Gmel., *M. lamprosperma* Cham.

Впоследствии Линдберг (Lindberg, 1901, цит. по: Walters, 1953) различал в пределах *M. fontana* L. два подвида: ssp. *lamprosperma* и ssp. *minor*. Он же указал, что выделить в пределах линнеевской *M. fontana* внутривидовые единицы, очерченные по каким-либо признакам, кроме характера оболочки спелых семян, невозможно. *M. rivularis* он рассматривал как водную форму *M. minor* в ранге var. *boreo-rivularis*. Из этого можно видеть, что виды Гмелина понимались ботаниками различно. Теперь считается, что они являются синонимами разных внутривидовых единиц. Но и в 1909 г. Монтель (J. Montell) издал образцы var. *boreo-rivularis* Lindb. fil из Швеции, подчинив эту разновидность *M. lamprosperma* Cham. Подобные же образцы под названием *M. lamprosperma* Cham. с Белого моря (о. Великий) изданы в 1957 г. Е. Победимовой.

Уолтерс (Walters, 1953) указал, что крупные растения европейской монции, обитающие в воде, способны перезимовывать, оставаясь зелеными. Следовательно, они не являются в строгом смысле однолетними. Однако

это скорее всего модификация, а не экотип и может быть обозначена только как форма. Известно, что и у других гидрофитов водная и наземная формы могут существенно различаться по морфологии и функциям вегетативных органов.

В выделенных по характеру семенной оболочки подразделениях *M. fontana* L. наблюдаются параллельные ряды водных и сухопутных форм, различающихся прежде всего общими размерами растений.

По-видимому, форма *boreo-rivularis* соответствует отчасти гмелиновской *M. rivularis*, но поскольку гербарий Гмелина погиб в Карлсруэ во время второй мировой войны, теперь невозможно уточнить диагноз *M. rivularis*, а употребление его в трактовке Гмелина приводит к недоразумениям (Walters, 1953).

Отсутствие четких морфологических различий в строении вегетативных органов и цветка и слабая обособленность по характеру семенных оболочек в пределах *M. fontana* L. вынуждают признать, что наиболее целесообразным статусом выделяемых по признакам семенных оболочек таксономических единиц является подвид. Эта концепция в данном случае подтверждается наличием обширных, в значительной степени неперекрывающихся ареалов выделяемых подвидов.

Уолтерс (Walters, 1953) выделил в пределах *M. fontana* L. четыре подвида по типу семенной оболочки и размерам семян: ssp. *fontana*, ssp. *chondrosperma* (Fenzl) Walters, ssp. *intermedia* (Beeby) Walters,[1] ssp. *variabilis* Walters. Он указал также, что мы очень мало знаем о фено- и генотипических свойствах популяций *M. fontana* L.

В дальнейшем Уолтерс (Walters, 1964), как нам кажется, совершенно справедливо отказался при разграничении подвидов от критерия размера семян. В этом отношении можно лишь отметить, что типовой подвид *M. fontana* нередко имеет более крупные (до 1.6 мм) семена, чем другие подвиды, но в основном стойких различий по размерам семян у них не существует. О. Нильсон (Nilsson, 1967) отметил, что степень развития как пыльцы, так и семян зависит от положения цветка. В апикальных коробочках имеется не больше двух семян, в нижних — три, более крупные.

Обработка Уолтерсом *M. fontana* L. получила признание среди западноевропейских и американских ботаников (Moore, 1963; Pedersen, 1968). Д. Мур (Moore, 1963), в частности, свел все 9 видов, различавшихся Ридбергом, в синонимию подвидов Уолтерса.

Ж. Голуб (Holub, 1966) указал, что приоритетным названием по отношению к ssp. *chondrosperma* является ssp. *minor* (C. C. Gmel.) Schübl. et Martens, 1834, Fl. Würtemberg : 88. Однако есть два возражения на этот счет. Во-первых, Шюблер и Мартенс выделяли гмелиновскую *M. minor* только как разновидность (см. выше) и нет необходимости произвольно трактовать их взгляды (представления о подвидах тогда еще не существовало). Во-вторых, названные авторы вовсе не придерживались диагноза Гмелина (Gmelin, 1806), как это видно из их описания. Неопределенность в отношении *M. minor* остается в любом случае, поскольку отсутствует типифицированный материал. Именно поэтому Уолтерс вернулся к названию Фенцля и отнес в синонимию подобную же комбинацию Челаковского: *M. fontana* ssp. *minor* (C. C. Gmel.) Čelak., 1875, Prodr. Fl. Böhm. : 485.

Изучение весьма обширного материала по *M. fontana* L., хранящегося в Ботаническом институте АН СССР (LE), привело автора настоящей статьи к следующим выводам.

1. В пределах СССР распространен в основном типовой подвид, а ssp. *chondrosperma* представлен лишь несколькими образцами, одним из которых пользовался Фенцль. На этикетке последнего образца отсутствует указание о местонахождении.

---

[1] Позднее (Moore, 1963) изменен на ssp. *amporitana* Sennen.

Судя по зарубежным гербарным экземплярам, ssp. *chondrosperma*, а также ssp. *amporitana* могут быть найдены в западных районах СССР (ssp. *amporitana* обнаружена на одном гербарном листе из Прибалтики, но надпись на этикетке прочитать не удалось). Полное представление о расовом разнообразии монции в разных частях СССР по Гербарию БИНа получить довольно трудно, так как основная часть материалов, очевидно, хранится в республиканских и краевых гербариях.

2. Подвид ssp. *variabilis* следует перевести в ранг разновидности. Уже Уолтерс (Walters, 1953) отметил, что у этой расы имеется два типа семян: а) с бугорками, которые, если смотреть сбоку, создают волнистую линию вдоль края срединной горизонтальной плоскости, и б) с невыступающими бугорками. Оба этих типа имеют вытянутые латеральные «клетки». Однако имеется еще один тип, у которого латеральные «клетки» не отличаются от «клеток», расположенных по окружности семени.

На одном растении в одной коробочке могут быть семена, характерные для типового подвида, и ssp. *variabilis* Walters. Наконец, имеется огромное число разнокачественных переходов от одного подвида к другому внутри отдельных популяций и по всей территории СССР. Поэтому необходимо ввести следующую комбинацию: *M. fontana* L. ssp. *fontana* var. *variabilis* (Walters) Kozhevn. stat. nov. (*M. fontana* ssp. *variabilis* Walters, 1953, in Watsonia, 3, 1 : 5).

3. Крупные, распластанные и мелкие скученные формы принимать за вариации нельзя; они отражают только модификационную изменчивость растений, вызванную прямым формообразующим влиянием среды. Поэтому даже var. *variabilis* может быть представлена и мелкими, и крупными особями. Среди подвидов это обычное явление, хотя до последнего времени делаются попытки описания новых таксонов из якобы сборного вида *M. fontana* L. К числу таковых относится описание Нильсоном (Nilsson, 1967) *M. clara*. Нильсон отметил, что растения описанного им вида определены Муром как *M. fontana* ssp. *chondrosperma*. В Гербарии БИНа имеется изотип *M. clara*, и нам представляется, что Мур был совершенно прав, утверждая, что *M. clara* — это не что иное, как крупная, видимо, водная форма ssp. *chondrosperma*. Любопытен сам подход Нильсона к проблеме таксонов в роде *Montia* (и других родах *Portulacaceae*). Он изучает строение и характер скульптуры пыльцы (25 зерен на препарате смешанной пыльцы, взятой из пыльников пяти особей одной популяции). Нильсон не только различает по толщине экзины и частоте зубчиков ряд признававшихся ранее видов, но и описывает новый вид, пытаясь сопроводить его традиционным диагнозом. Однако диагноз не содержит указания на четкие отличительные признаки, которые не обнаружены и на изотипе *M. clara*. В исследованиях пыльцы родственных таксонов, имеющих филогенетическое значение, очевидно, нужно различать внутри- и межвидовую амплитуду изменчивости. В оценке последней следует исходить из укоренившихся представлений о виде, в частности как о группе растений, очерченных морфологическим хиатусом, хотя бы в отношении двух признаков.

Мур (Moore, 1963) считает, что вследствие самоопыления (нередко происходящего в клейстогамных цветках) увеличивается количество гомозиготных рас, которые слагают локальные популяции. Такие популяции, по мнению Мура, принимались некоторыми исследователями (например, Ридбергом) в качестве видов.

4. Типовой подвид *M. fontana* хотя и является преимущественно северным подвидом, но встречается также в центральных районах европейской части СССР, а в азиатской части распространяется на юг до Приморья и Японии (Franchet, Savatier, 1875). Вероятно, этот подвид обнаружен и в высокогорьях Памира (Deasy, 1901).

5. Поскольку на территории СССР возможно нахождение трех подвидов *M. fontana* L., целесообразно дать ключ для их определения.

. На максимальной окружности семени отсутствуют бугорки; поверхность семенной оболочки сплошь желобчатая, глянцевитая . . . . 1. ssp. *fontana*.
+ На максимальной окружности семени уже при двукратном увеличении видны бугорки . . . . 2.
. Бугорки округлые, часто нечеткие, расположены прерывисто, семена блестящие . . . . 2. ssp. *fontana* var. *variabilis*.
+ Бугорки очень четкие, острые, образующие непрерывный ряд, семена тусклые 3
. На семенной оболочке имеются латеральные вытянутые клетки . . . . 3. ssp. *amporitana*.
+ На семенной оболочке нет вытянутых латеральных клеток . . . . 4. ssp. *chondrosperma*.

1. *Montia fontana* L. ssp. *fontana*. — Walters, 1953, in Watsonia, 3, : 4, id. 1964, in Fl. Eur. 1 : 115; Moore, 1963, in Bot. Notis. 116, 1 : 23; edersen, 1968, in Bot. Notis. Tidsskr, 63, 4 : 370; Hultén, 1968, Fl. Alaska eighb. terr. : 410. — *M. fontana* L. 1753, Sp. pl. : 87; H. B. K. 1823, ov. Gen. Sp. pl.; 6 : 63; DC. 1828, Prodr. 3 : 362, incl. *α minor* et *β major*; мальг. 1895, Фл. Ср. Южн. Росс. 1 : 166; Ком. 1929, Фл. Камч. 2 : 77; ом. и Клобукова-Алисова, 1931, Опред. раст. Дальневост. края, 1 : 484; ерфильева, 1974, в Опред. высш. раст. Якутии : 216. — *M. rivularis* . C. Gmel. 1806, Fl. Bad. 1 : 302; Hegi, 1910, Ill. Fl. Mitteleur. 3 : 271; узен. 1936, Фл. СССР, VI : 385; Лащенкова, 1962, в Опред. высш. раст. оми АССР : 165; Мартыненко, 1976, во Фл. сев.-вост. европ. части СССР, : 196. — *M. lamprosperma* Cham. 1831, in Linnaea, VI : 565; Aschers. Graebn. 1919, Syn. Mitteleur. Fl. 5, 1 : 435; Кузен. 1936, цит. соч. : 385; ерфильев, 1936, Фл. Сев. края, 2—3 : 69; Abrom., Neuh. u. Steff., 1940, . Ost.-Westpreuss: 290; Станк. и Талиев, 1949, Опред. высш. раст. европ. сти СССР : 253; М. Попов, 1955, Фл. Средн. Сиб. 2 : 550; Орлова, 1956, Фл. Мурм. обл. 3 : 94; Porsild, 1957, Ill. Fl. Canad. Arct. Arch.: 73; енисова, 1957, во Фл. Ленингр. обл. 2 : 90; В. Васильев, 1957, Фл. оманд. остр. : 92; Polunin, 1959, Circumpol. Arct. Fl. : 167; Раменская, 960, Опред. раст. Карелии : 237; Лащенкова, 1962, цит. соч. : 165; Волова, 1966, в Аркт. фл. СССР, 5 : 192; Нечаева, 1973, в Опред. высш. раст. ахал. Курил. остр. : 160; Мартыненко, 1976, цит. соч. : 195. — *M. fontana β M. rivularis* (C. C. Gmel.) Schübl. et Martens, 1834, Fl. Würtemrg : 88.

Изученные экземпляры (specimina examinata), **Европ. часть СССР:** е р х.-В о л ж.[2] —Владимирская обл., около с. Карабанова, 21 VII 895, там же, близ оз. Вашутино, июль 1907, А. Флеров; там же, Покровий уезд, дер. Бельцы, дата неизв., г. Тверь, по р. Межурке, 19 VI 1919. . Назаров. П р и б а л т. — Unweit Riga, am rande eines baches bei tona, Th. Bienert; Kaggak, Russow и др. [не удалось прочесть]. Л а д.- л ь м. — окр. г. Боровичи, дер. Еликово, 2 VI 1890, В. Комаров; Полново, оз. Селигер, 10 VI 1897, А. Колмовский; Боровичский уезд, лина р. Мсты, с. Ровное, коллектор неизв.; окр. Пскова, овраги близ Камно, 22 VI 1899; между ст. Дубровка и г. Вышгород, окр. оз. Облунского, 26 VI 1899, Н. Пуринг; Ленинградская обл., Лядский р-н, йма р. Люты, 24 VI 1928, С. Ганешин; окр. С.-Петербурга, по дороге Заманиловки в Юкки (близ Парголово), 15 VI 1898, Н. Пуринг и . Траншель; пос. Новая Свирица, 14 VI 1898, Р. Ниман; Новоладожий уезд, окр. с. Сольцы и дер. Бор, 12 VI 1919, Ю. Цинзерлинг; окр. .-Петербурга, Ochta, июль 1844, Kühlwein; Финский зал., мыза Дубки, VI 1907, В. Комаров; окр. г. Ямбурга, 14 VI 1912, Д. Литвинов; Ладожское оз., о. Мантсинари, 18 VII 1961, Е. Победимова и В. Гладкова; Лужский уезд, близ. дер. Шильцово, 10 VII 1918, С. Ганешин; am Wege

[2] Районы указаны по «Флоре европейской части СССР» (1974), т. I и по «Флоре СССР» (1934), т. I.

von Murino nach Toxovo, 18 VI 1899, N. Puring; Окр. Ново-Сиверска, 8 VII 1927, окр. дер. Островки на р. Неве, 2 VII 1915, С. Ганешин; Петроград, Васильевский остров, 30 V 1920, р. Тосно, между дер. Большое Гертово и с. Тосно, 13 VII 1918, Ю. Цинзерлинг; ст. Коноша, 2 VII 1925, Е. Исполатов; Карельский перешеек, близ пос. Тарховка, 24 VI 1954, Н. Цвелев; Выборгский район, близ пос. Озерки на берегу Финского зал., 1 VII 1972, Ю. Гусев. Д в. - П е ч. — басс. средней Мезени, близ с. Кослан, 23 VIII 1929, А. Корчагин и Е. Исполатов, Кольский п-ов, ст. Хибины, на оз. Имандра, 3 IX 1920, Д. Литвинов; о. Колгуев, 4 VIII 1930, З. Смирнова; бассейн р. Печоры, окр. с. Усть-Уса, 14 VIII 1926, Ю. Цинзерлинг; дельта Сев. Двины, 17 VII 1909, R. Pohle; Большеземельская тундра, низовья р. Печоры, р-н р. Юшиной, 27 VII 1930, А. Толмачев. К а р.-М у р м. — Кемский уезд, Княжая губа, 18 VII 1917, М. Быков; оз. Сегозеро, около дер. Сандал, 22 VII 1921, М. Ильин; Прионежский р-н. 10 VII 1929, Е. Галкина и Л. Жилина; Кольский п-ов, окр. с. Поной. 9 IX 1927, Д. Стрелка; 11 VII 1927; окр. с. Тетрино, 26 VII 1927. Карелия, д. Сосновец, на р. Северный Выг, 11 VII 1925, окр. с. Выгостров, 12 VI 1925, р. Свирь, между дер. Терехово и дер. Осеевщиной, 27 VI 1921, Ю. Цинзерлинг. Lapponia or. Jokonga, 1863, N. Fellman. Lapponia murmanica, Jokanka—Basa, 19 VII 1927, V. Savisz. Кольский п-ов, близ ст. Хибины, 3—21 VII 1921, Д. Литвинов; Белое море, о. Великий, губа Дальняя Карга, 12 VIII 1957, Е. Победимова и С. Коломойцева. В о л ж.-Д о н. — Нижегородская губ., 1912, Н. Покровский. Азиатская часть СССР: Л е н. - К о л. — Булунский р-н, окр. пос. Ньайба (Хараулах). 17 VIII 1960, Б. Юрцев. У с с у р. — севернее бухты Владимира, близ мыса Олимпиады, 26 VII 1911, бухта Нахтаху, 8 VII 1911, N. Desoulavy. Курильские о-ва, о. Шикотан, 11 VI 1946, Д. Воробьев. О х о т. г. Охотск. 1835, коллектор неизв.; г. Магадан, 19 IX 1957, М. Локинская. У д с к. — о. Б. Шантар, р. Б. Атакай, 22 VIII 1949, А. Нечаев. А н а д. — р. Пенжина в 25 км от устья, 18 VIII 1960, И. Кильдюшевский; пос. Ново-Маринск (теперь г. Анадырь), 3 VIII 1932, В. Васильев. К а м ч. — берег океана близ устья р. Вахиля, 27 IX 1909, бассейн р. Большой, 11 VIII 1908, берег океана близ устья р. Илькиной, 10 IX 1909, близ с. Малка. 14 VI 1909, В. Комаров; Командорские о-ва: о. Медный, с. Преображенское, 31 VIII 1930, А. Кардаков. Ч у к. — близ пос. Лорино, 11 VIII 1962, В. Гаврилюк; близ пос. Чаплино, 1 VII 1957, В. Гаврилюк, пос. Уэлен, 8 VIII 1959, Б. Тихомиров.

2. *M. fontana* ssp. *fontana* var. *variabilis* (Walters) Yu. Kozhevn. comb. nova. — *M. fontana* ssp. *variabilis* Walters, 1953, l. c. : 5. — *M. rivularis* auct. non C. C. Gmel. Walters, 1964, in Fl. Eur., 1 : 115.

Изученные экземпляры (specimina examinata). **Европ. часть СССР**: Л а д. - И л ь м. — Ленинградская обл., окр. ст. Назия, 23 VI 1918, Ю. Цинзерлинг; близ с. Мартыновка, 9 VII 1919, С. Ганешин. П р и б а л т. — Unweit Riga, август 1854, Th. Bienert; Insel Dagö, июлв 1871. C. Winkler. Д в.-П е ч. — Вологодская губ., Каргопольский уезд, ст. Няндома, 23 VIII 1925, А. Лесков; Соловецкие о-ва, в 3 км к С от пос. Реболды. 19 VIII 1929, А. Ярмоленко. Warsinskaja nawolok, 5 VIII?, Schrenk; сев. часть Малоземельской тундры, 5 VIII 1930; К. Игошина; terra parva Samojedorum, m. Barmin, Ruprecht: Арханг. губ., ст. Шуертоцкая, 20 VII 1917, А. Булавкина и др., ст. Сорока, 14 VII 1917, они же. К а р.-М у р м. — Белое море, о. Великий, около Купчинского порога. 10 VIII 1957, Е. Победимова и С. Коломойцева (exs.); Териберский р-н. губа Ярнышная в 5 км к ЮЮЗ от пос. Дальние Зеленцы, 27 VIII 1953. Н. Цвелев; Кольский п-ов, оз. Имандра, к сев. от г. Апатиты, 21 VII 1957. Т. Егорова; Мурман. губ., Александровск, 29 VI 1921, М. Назаров; Кольский п-ов, ст. Йоканга, 4 IX 1928, О. Данилов; там же, 4 IX 1927, Ю. Цинзерлинг; Finnland, Kuopio, 28 VI 1905, O. Löhnbohm; Карелия, о. Сосновец, 3 IX 1927, Кольский п-ов западнее низовьев р. Лумбовки, 27 VIII 1928, близ с. Тетрино, 4 VIII 1927, Ю. Цинзерлинг; Кандалакша, 9 VIII 1921, Н. Савич; Пудожский уезд, Карбозеро, 11 VII 1913, А. Шенников;

оловецкий остров, 30 VI 1890, А. Бируля; Хибинские горы, около т. Апатиты, 25 VIII 1930, С. Ганешин; Кольский п-ов, Терский берег, орья губа, 18 VIII 1957, Е. Победимова и С. Коломойцева. Азиатская асть СССР: Л е н.-К о л.— низовья р. Лены, окр. бухты Тикси, август 1935, Б. Н. Городков, Б. А. Тихомиров; там же, зал. Булункан, 2 IX 1957, Б. А. Юрцев, В. В. Петровский; Булунский р-н, окр. пос. Ньайба (Хараулах), 22 VII 1960, Б. А. Юрцев. Курильские о-ва, . Итуруп, в 2 км к Ю от пос. Китовый, 25 VII 1959, Е. Победимова и . Коновалова; О х о т. — г. Аян, Тилинг. Анад. — хр. Рарыткин, 9 VIII 1933, В. Васильев; пос. Усть-Пенжина, 3 VIII 1960, И. Кильдюшевский. К а м ч. — дер. Карага, 18 VII 1930, П. Новограбленов; Petropavlovsk, 17 VII 1920, E. Hultén; бассейн р. Большой, 16 VI 1909, . Безайс; берег океана близ устья р. Иикиной, 10 IX 1909, В. Комаров; ассейн р. Калахтырки, сев. склон горы «Зеркальце», 4 VIII 1910, Б. Перилвев; окр. с. Начика, у р. Плотниковой, 23 VII 1935, С. Липшиц; омандорские о-ва: о. Медный, с. Преображенское, 15 VIII 1930, А. Каракoв. Ч у к. — зал. Провидения, бухта Эмма, 11 VIII 1956, зап. сторона ухты Провидения, 28 VIII 1958, пос. Инчоун, 8 VIII 1958, Т. Дервиз-околова; Arakamtchetchene Island Behring Straits, 1853—1856, . Wright; зал. Лаврентия, 23 VIII 1958, Б. Тихомиров; юго-зап. отроги р. Искатень, р. Ю. Тадлеоан, 12 VIII 1971, Н. Сухорукова и др.

3. *M. fontana* ssp. *amporitana* Sennen, 1911, in Bull. Georg. Bot., 0 : 110; Moore, 1963, l. c. : 24; Walters, 1964, l. c. : 115; Pedersen, 1968, . c. : 370. — *M. fontana* ssp. *minor* var. *intermedia* Beeby, 1909, in Ann. cot. Nat. Hist. : 104. — *M. fontana* ssp. *intermedia* (Beeby) Walters, 1953, n Watsonia, 3, 1 : 5.

4. *M. fontana* ssp. *chondrosperma* (Fenzl) Walters, 1953, l. c.: 4, id 964, l. c. : 114; Moore, 1963, l. c. : 23; Pedersen, 1968, l. c. : 370. — *M. fontana* var. *chondrosperma* Fenzl, 1843, in Ledeb., Fl. Ross. 2, 1 : 152. — *M. minor* C. C. Gmel. 1806, Fl. Bad. I : 301, nom. dubium; Кузен., 1936, ит. соч. : 384; Hegi, 1910, l. c. : 271. — *M. fontana* α *M. minor* (C. C. Gmel.) chübl. et Martens, 1834, Fl. Würtemberg : 88; Holub, 1966, in Preslia, 8 : 80, pro ssp. — *M. fontana* ssp. *minor* (C. C. Gmel.) Čelak. 1875, rodr. Fl. Böhm.: 485. — *M. clara* Ö. Nills. 1967, in Grana Palyn. 7, 2— : 358.

Изученные экземпляры (specimina examinata): **Европ. часть СССР:** бхазия, Келасури, 13 III 1899, Г. Воронов; г. Батуми, побережье, 23 IV 893, В. Липский.

В заключение мне приятно выразитв благодарность С. Ю. Липшицу а постоянный интерес к этой работе и ряд ценных советов, а также . К. Черепанову, приведшему в порядок синонимию.

ЛИТЕРАТУРА

К у з е н е в а О. И. (1936). *Portulacaceae.* Флора СССР, VI. — C h a-i s s o A. (1831). De plantis in expeditione Romanzoffiana observatis disserere pergi-r. Linnaea, VI. — D e a s y H. H. P. (1901). In Tibet and Chinese Turkestan. — e n z l E. in: C. F. L e d e b o u r. (1843). Flora Rossica, 2. — G m e l i n C. C. 806). Flora Badensis, I. — F r a n c h e t A., L. S a v a t i e r. (1875). Enumeratio lantarum in Japonia sponte crescentium, 1. — H u m b o l t A., A. B o n p l a n d, . K u n t h. (1823). Nova genera et species plantarum, 6. — H o l u b J. (1966). rgänzungen und Berichtigungen zum ersten Band der «Flora Europeae», Preslia, 38. — o o r e D. M. (1963). The subspecies of *Montia fontana* L. Bot. Notis., 116, 1. — i l s s o n Ö. (1967). Studies in *Montia* L. and *Claytonia* L. and allied genera. Grana lynologica 7, 2—3. — P e d e r s e n A. (1968). The underarter af *Montia fontana*. anmark Bot. Tidsskr., 63, 4 — S c h ü b l e r G., G. M a r t e n s. (1834). Flora von ürtemberg. — W a l t e r s S. M. (1953). *Montia fontana* L. Watsonia, 3, 1. — W a l-e r s S. M. (1964). *Portulacaceae.* Flora Europaea, 1.

Ботанический институт
м. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 IX 1977.

УДК 581.9 (571.511)

М. В. Соколова

НЕКОТОРЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДНОМ ТАЙМЫРЕ

M. V. SOKOLOVA. SOME FLORISTIC FINDS FROM WESTERN TAIMYR

Приводятся данные о новых находках на Западном Таймыре 33 редко встречающихся видов. Большинство из них имеет здесь северные пределы распространения. Указываются ближайшие ранее известные местонахождения этих видов.

В течение летних сезонов 1970—1973, 1975—1977 гг. автор, работая в составе Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР, проводил флористические исследования в западной части полуострова Таймыр. Были изучены флоры в окрестностях следующих пунктов (звездочкой отмечены пункты, где флора выявлена менее полно; см. рисунок):

*1. Северо-восточная часть **оз. Пясино**,[1] мыс Голый, июль 1972 г.

2. Левый берег р. Пясины в 5 км от истока (**истоки Пясины**), июль 1972 г.

3. Левый берег р. Пясины против **устья р. Черной**, июль—август 1972 г.

4. Правый берег р. Пясины в **устье р. Дудыпты**, окрестности **пос. Кресты**, август 1972 г.

5. Правый берег р. Пясины против устья р. Агапы, окрестности **пос. Агапы**, июль—август 1970 г.

6. Левый берег р. Агапы в 40 км выше устья, **рыбоприемный пункт Колхозник**, август 1970 г.

7. Среднее течение **р. Пуры**, левого притока р. Пясины, район устья р. Малой Быстрой, июль—август 1976, июль—август 1977 г.

*8. Левый берег р. Пуры в 30 км выше устья (**низовье Пуры**), июль 1971 г.

9. Левый берег р. Пясины в **устье р. Пуры**, июль 1971 г.

10. Левый берег р. Пясины в устье, окр. **пос. Входной**, август 1971 г.

11. Нижнее течение р. Пясины, окр. **пос. Усть-Тарея**, июль 1971 г.

12. Окр. **оз. Ая-Турку**, Западные Бырранги, август 1975 г.

13. Верхнее течение р. Верхней Таймыры, район **устья р. Шайтан**, август 1973 г.

14. Левый берег р. Верхней Таймыры, район **устья р. Дерба-Бигай**, август 1973 г.

15. Правый берег р. Верхней Таймыры, район **устья р. Логаты**, август 1973 г.

В ходе исследований сделан ряд находок, позволяющих уточнить или дополнить имевшиеся ранее сведения о распространении некоторых редко встречающихся видов в пределах западной части Таймырского полуострова.

Ниже приводятся наиболее интересные находки и сообщаются данные о ближайших ранее известных местонахождениях тех же видов.

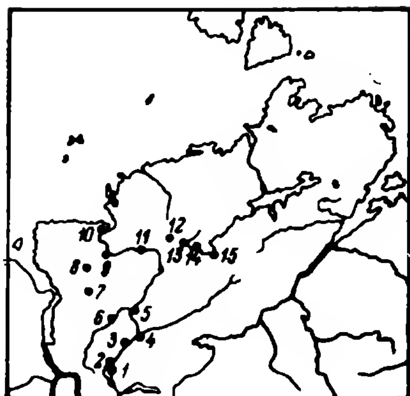
При подготовке этой работы были просмотрены публикации по флоре Западного Таймыра и соседних территорий (Ревердатто, 1914; Толмачев, 1930, 1931, 1932; Толмачев, Пятков, 1930; Тихомиров, 1948, 1966; Арктическая флора СССР, 1963, 1964, 1966, 1975; Ребристая, 1964; Москаленко, 1970; Мироненко и др., 1971; Полозова, Тихомиров, 1971; Щелкунова, 1975), а также гербарные сборы с Таймыра, включенные в основной фонд Гербария Ботанического института АН СССР.

1. *Alopecurus pratensis* L. ssp. *alpestris* (Wahl.) Soland.

---

[1] Полужирным шрифтом выделены названия, под которыми эти пункты приводятся в перечнях местонахождений.

Цифры — пункты сборов автора.



Средняя Пура: луговые участки в кустарниковых зарослях *Salix lanata* по долине ручья, 11 VIII, 3 VIII, 8 VIII 1976; июль 1977 г. Вид представлен изобильно в средней части склона на свежем наилке под защитой кустарника.

Арктическая раса широко распространенного в Евразии бореального вида. Ближайшие местонахождения приводятся для низовий Енисея (окр. Дудинки) и зоне лесотундры, т. е. на 3° южнее данного.

2. *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. Истоки Пясины, пос. Агапа, устье Шайтана. Сырые мохово-осоковые пятнистые тундры на водоразделах, исключительно на голых пятнах.

Арктоальпийский циркумполярный вид. На Таймыре ранее отмечался в лесотундровой зоне в низовьях Енисея (окр. Дудинки, оз. Пясино, пос. Хатанга).

3. *Salix myrtilloides* L. Оз. Пясино, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа. Растет небольшими группами в сырых кустарниковых тундрах на склонах холмов и в ложбинах.

Бореальный евразиатский вид. Новые местонахождения значительно продвигают к северу границу распространения этого вида на Таймыре. Прежние местонахождения относятся к лесотундровой зоне (окр. Дудинки, Боганиды, р. Хета в устье р. Медвежьей).

4. *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar.

Истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, устье Шайтана. Образует куртины и заросли по долинам небольших речек и склонам водораздельных холмов.

Гипоарктический преимущественно сибирский вид, широко распространенный в лесотундре, заходит в тундровую зону, участвуя в образовании кустарниковых тундр. Автором подтверждены прежние находки этого вида по долине р. Пясины и, кроме того, вид найден значительно севернее прежних его нахождений — в Западных Быррангах.

5. *Monolepis asiatica* Fisch. et Mey.

Пос. Агапа: сырой песчано-галечниковый берег реки, 2 VIII 1970.

Гипоарктический восточносибирский вид. На Таймыре был отмечен еще только в одном пункте — окр. Волочанки, коллекторы Александрова, Самбук, Тюлина (1934).

Новое местонахождение — крайняя северо-западная точка ареала этого вида.

6. *Dianthus repens* Willd.

Истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, средняя Пура, устье Шайтана. Произрастает в разнотравно-кустарничковых и разнотравных тундрах, расположенных на сухих песчаных склонах холмов и обрывистых берегах рек.

Гипоарктический сибирско-западноамериканский вид. Ранее был известен на Таймыре только в лесотундровой зоне на западе полуострова (окрестности Дудинки, Норильска, устье и низовья р. Дудыпты) и в низовьях Енисея (Гольчиха, Воронцово, Зверево). Новые местонахождения расположены значительно севернее и восточнее.

7. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl.

Истоки Пясины: среди крупных камней, зарослей кустарников и осоки по руслу ручья, 24 VII 1972.

Бореальный циркумполярный вид. Ранее на полуострове был известен из трех более южных пунктов (окрестности Дудинки, Норильска, Волочанки).

8. *Atragene sibirica* L.

Истоки Пясины: в кустарниках по краю небольшой луговины в устье ручья, 24 VII 1972.

Бореальный евразиатский вид. Широко распространен в лесной зоне. Ранее вид был собран в низовьях Енисея несколько южнее нового местонахождения (окрестности Дудинки, Норильска, Луковая протока на Енисее).

9. *Ranunculus reptans* L.

Пос. Кресты, пос. Агапа, средняя Пура, устье Логаты. Сырые низкие песчаные и илистые берега водоемов, днища пересыхающих озер и ручьев.

Бореальный почти циркумполярный вид. Прежде указывался только для пос. Хатанга и г. Норильска. Новые находки показывают, что вид встречается на Западном Таймыре значительно чаще.

10. *Trollius asiaticus* L.

Оз. Пясино, истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, рыбоприемный пункт Колхозник, средняя Пура, низовья Пуры, устье Шайтана. Луговые участки среди зарослей кустарников по долинам ручьев и рек.

Бореальный широко распространенный в лесной и лесотундровой зонах Средней Сибири вид. Прежние сборы были сделаны в низовьях Енисея и в лесотундре верховьев р. Пясины. Новые находки продвигают границу ареала вида на Таймыре значительно дальше на север и на восток.

11. *Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge.

Пос. Входной, оз. Ая-Турку, устье Шайтана. Щебнистые и каменистые участки горных склонов и берегов горных рек и озер.

Арктический циркумполярный вид. Большинство прежних местонахождений относится к Восточному Таймыру, на Западном он был найден на о. Диксон и в Тарее. Новые находки дополняют картину распространения вида.

12. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fernald.

Низовья Пуры, оз. Ая-Турку, устье Шайтана. Щебнистые и каменистые участки берегов горных рек и озер, каменистые участки горных склонов.

Арктический восточносибирско-американский вид. Прежние находки на Таймыре — в восточной части полуострова, р. Нижняя Таймыра и Таймырское озеро. В западной части прежде был найден лишь в одном пункте — Тарея.

13. *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.

Оз. Пясино, низовья Пуры, оз. Ая-Турку, устье Шайтана. Щебнистые тундры по склонам гор и возвышенностей, каменисто-галечниковые берега горных озер.

Криофильно-степной сибирско-западноамериканский вид, широко распространенный в горных районах умеренного пояса. На Таймыре был собран в Енисейском заливе, Тарее, на р. Нижней Таймыре и Таймырском озере. Новые местонахождения дополняют ареал вида.

14. *Thlaspi cochleariforme* DC.

Низовья Пуры, устье Шайтана. Разнотравно-кустарничковые бугорковатые тундры на высоких крутых обрывистых берегах реки.

Горный сибирский вид, распространенный в горных арктических и степных районах. Прежде в районе Таймыра был найден на Таймырском озере, в Тарее и на юге полуострова — в бассейне рек Хеты и Когуй.

15. *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund) Th. Fries.

Средняя Пура: сырые глинистые низкие участки по берегам озер и ручьев, 10 VIII 1976.

Преимущественно арктический почти циркумполярный вид. На Таймыре, кроме данного пункта, собран только на ст. Вологачан Норильской ж. д. В. Н. Андреевым в 1961 г.

16. *Saxifraga bronchialis* L.

Пос. Агапа, средняя Пура, пос. Усть-Тарея. Разнотравные луговины на обрывистых песчаных склонах берегов рек и холмов.

Бореальный восточносибирский вид. Ранее на Таймыре был собран Савельевым в 1866 г. только в двух пунктах из низовий Енисея: Лузино и Брехонский остров. Оба растения были смонтированы вместе с *Saxifraga spinulosa* Adams. Нами проведена ревизия всех прежних сборов, хранившихся в Гербарии БИН АН СССР (LE) под названием *Saxifraga bronchialis*. Все гербарные образцы надо отнести к близкому виду *Saxifraga spinulosa*, широко распространенному на Таймыре. Указание в литературе на произрастание на Таймыре *Saxifraga bronchialis* (Толмачев, Пятков, 1930; Толмачев, 1932; Тихомиров, 1948) также относятся к *Saxifraga spinulosa*.

17. *Hippuris vulgaris* L.

Устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, средняя Пура, пос. Входной, оз. Ая-Турку, устье Дерба-Бигая, устье Логаты. Озера, полигональные болота, старицы, заводи в руслах ручьев и речек.

Бореальный циркумполярный вид. Этот широко распространенный в северных районах вид на Таймыре прежде был собран только в низовьях Енисея (Луковая протока), окрестностях Норильска и в Усть-Тарее. Новые находки показывают, что вид широко распространен на Западном Таймыре.

18. *Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk.

Пос. Агапа: разнотравье на высоких обрывистых оползающих склонах берега реки, 13 VIII 1970.

Бореальный сибирско-западноамериканский вид. Ближайшие местонахождения этого вида — окрестности пос. Хатанга и низовья р. Попигай.

19. *Oxycoccus microcarpus* Turcz.

Пос. Агапа: сфагновые мхи на валиках полигонального болота, 23 VIII 1970.

Бореальный циркумполярный вид. Данный пункт произрастания вида расположен несколько севернее прежних и находится в тундровой зоне, все предыдущие местонахождения были в лесотундровой зоне (окр. Дудинки, ст. Вологачан Норильской ж. д.).

20. *Androsace triflora* Adams.

Средняя Пура, низовья Пуры, пос. Усть-Тарея, оз. Ая-Турку, устье Шайтана. Сухие разнотравно-кустарничковые тундры на склонах водораздельных холмов, скальных участков в горах и каменистых берегах озер.

Сибирский арктический вид. Прежние местонахождения — в северовосточной части полуострова (р. Нижняя Таймыра, Таймырское озеро). На Западном Таймыре прежде был найден только в одном пункте — Тарее. Новые находки показывают, что вид широко распространен и на Западном Таймыре.

21. *Primula borealis* Duby

Средня Пура: луговины на сырых низких заливаемых берегах реки. 27 VII 1976, 5 VIII 1977.

Арктический преимущественно сибирский вид. Сборы на Таймыре имеются лишь из окрестностей пос. Хатанга и с р. Медвежьей, притока р. Хеты, т. е. из лесотундровой зоны. Новое местонахождение — крайняя северная точка распространения этого вида.

22. *Viola biflora* L.

Истоки Пясины, устье Черной. Сырые луговины среди кустарников по долинам ручьев и речек.

Гипоарктоальпийский циркумполярный вид, на Таймыре почти не выходящий за пределы лесотундры. Новое местонахождение на Таймыре несколько севернее прежде отмеченных (Дудинка, мыс Толстый Нос на Енисее, Норильск).

23. *V. epipsiloides* A. et D. Löve (*V. repens* Turcz.)

Истоки Пясины, пос. Кресты, пос. Агапа. Сырые луговины по берегам ручьев и речек, среди кустарников по долинам ручьев.

Бореальный почти циркумполярный вид. Новые находки дополняют прежние сборы этого растения, из юго-западной части Таймыра (окрестности Дудинки, Норильска, мыс Толстый Нос на Енисее, р. Дудыпта в нижнем течении).

24. *Castilleja arctica* Kryl.

Истоки Пясины, устье Шайтана. Разнотравно-кустарничковые тундры и разнотравные луговины по береговым склонам.

Арктический западносибирский вид. На Таймыре найден впервые; обнаружены два местонахождения. Это крайние северо-восточные точки ареала.

25. *C. rubra* (Drob.) Rebr.

Устье Черной, пос. Кресты. Разнотравье по обрывистым сползающим берегам реки.

Гипоарктический сибирский вид. Ранее на Таймыре был найден в нескольких пунктах на крайнем юго-западе полуострова, в низовьях Енисея (Дудинка, мыс Толстый Нос, Усть-Порт, истоки Пясины, станок Введенский). Новые находки продвигают ареал вида на север.

26. *Euphrasia subpolaris* Juz.

Устье Черной: разнотравно-кустарничковая пятнистая тундра на первой береговой террасе реки, по бровкам, 5 и 7 VIII 1972.

Гипоарктический сибирский вид. Это единственная находка на Таймыре. Ближайшие находки на Енисее за пределами Таймыра в Туруханске (собран Ульрихом, 1866).

27. *Pedicularis labradorica* Wirsing.

Оз. Пясино, истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа. Сыроватые моховые с кустарником тундры, замоховелые тундровые луговины, бровки полигональных болот.

Гипоарктический азиатско-американский вид. На Таймыре был ранее собран в низовьях Енисея (Усть-Порт) и на оз. Пясино. Новые пункты находятся несколько севернее прежних местонахождений.

28. *Pedicularis pennellii* Hult.

Истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, средняя Пура. Заболоченные мохово-осоково-пушицевые берега озер, полигональные озера, мохово-осоковые болота.

Гипоарктический преимущественно сибирский вид. Широко распространен в лесотундровой зоне Сибири. Прежде на Таймыре найден не был.

29. *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.

Истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа. Сырые луговины среди кустарников по долинам ручьев и берегам озер.

Бореальный евразиатский вид. На Таймыре прежде был собран в окр. г. Норильска и пос. Хатанга. Новые находки продвигают к северу границу распространения этого вида на Таймыре.

30. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.

Оз. Пясино, истоки Пясины, устье Черной. Среди зарослей ольховника по склонам холмов и берегам озер.

Широко распространенный в лесотундровой зоне азиатско-американский вид, паразитирующий на корнях ольховника. На Западном Таймыре, северная граница распространения вида проходит несколько южнее северной границы лесотундры.

31. *Pinguicula villosa* L.

Истоки Пясины, устье Черной, пос. Кресты, пос. Агапа, оз. Ая-Турку, устье Шайтана, устье Дерба-Бигая. Пятнистые сырые тундры, на пятнах; сырые глинистые слабо задернованные берега рек и озер.

Гипоарктоальпийский циркумполярный вид. Прежние местонахождения вида: Дудинка, ст. Вологачан Норильской ж. д., Норильск, устье Дудыпты, Хатанга, Тарея.

32. *Erigeron humilis* Grah.

Устье Шайтана: разнотравье по песчаному прирусловому валу берега реки, 24 VII 1973.

Арктический почти циркумполярный сибирский вид. Ранее на Таймыре найден не был. Ближайшие известные местонахождения за пределами Таймыра — в Путоране (Мироненко и др., 1971).

33. *Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel.

Оз. Ая-Турку, устье Шайтана. Щебнистые участки склонов гор и берегов горных озер.

Бореальный горный восточносибирский вид. Прежние местонахождения вида были в юго-западной части полуострова (Дудинка, Норильск) и в северо-восточной его части (р. Нижняя Таймыра, Таймырское озеро). На Западном Таймыре, кроме наших пунктов, вид еще был найден в Тарее.

ЛИТЕРАТУРА

А р к т и ч е с к а я флора СССР. (1963), 4; (1964), 2; (1966), 5; (1971), 6; (1975), 7. — М и р о н е н к о О. Н., В. В. П е т р о в с к и й, Б. А. Ю р ц е в. (1971). К познанию флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 7. — М о с к а л е н к о Н. Г. (1970). К флоре окрестностей Норильска (Северо-запад Среднесибирского плато). Бот. ж., 55, 2. — П о л о з о в а Т. Г., Б. А. Т и х о м и р о в. (1971). Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. — Р е б р и с т а я О. В. (1964). Род *Castilleja* Mutis в Евразии. Нов. сист. высш. раст. — Р е в е р д а т т о В. В. (1914). Наблюдения, проведенные летом 1912 г. в низовьях р. Енисея, и список растений, собранных там. — Т и х о м и р о в Б. А. (1948). К характеристике флоры западного побережья Таймыра. — Т и х о м и р о в Б. А. (1966). Флора района раскопок таймырского мамонта. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л. — Т о л м а ч е в А. И. (1930). О нескольких неожиданных флористических находках в центральной части Таймырского полуострова. ДАН СССР, 5. — Т о л м а ч е в А. И. (1931). Обзор сосудистых растений острова Сибирякова в Енисейском заливе. Тр. Бот. музея АН СССР, XXIII. — Т о л м а ч е в А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра. I, II. Тр. Полярной комиссии АН СССР, 8. — Т о л м а ч е в А. И., П. П. П я т к о в. (1930). Обзор сосудистых растений острова Диксон. Тр. Бот. музея АН СССР, XXII. — Ф л о р а Путорана. (1976). — Щ е л к у н о в а Р. П. (1975). Сосудистые растения в районе переселения овцебыков (восточные окрестности озера Таймыр). Бюл. НИИСХ Крайнего Севера, 9. Норильск.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1978.

УДК 582.29 : 582.28

Т. Ю. Толпышева

ВЛИЯНИЕ ЛИШАЙНИКОВ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНЯКОВ

T. YU. T O L P Y S H E V A. INFLUENCE OF LICHENS ON THE SPECIFIC COMPOSITION OF SOIL MICROSCOPIC FUNGI IN LICHEN PINE FORESTS

Исследовалось действие лишайников *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo и *C. rangiferina* (L.) Harm. на видовой состав микроскопических почвенных грибов в природных условиях. Установлено, что в сосняках лишайники способны изменять видовой состав почвенных микромицетов и наиболее чувствительными оказываются виды рода *Penicillium* секции *Biverticillata-symmetrica*.

К настоящему времени накопилось немало данных о том, что «растения являются мощным фактором отбора и накопления почвенных микроорганизмов» (Красильников, 1944). Однако в большинстве случаев рассматривается влияние на микромицеты деревьев или травянистых растений

(Ордин, 1957; Литвинов, Смирнова, 1975; Запрометова, 1977; Озерская и др., 1977; Пидопличко, Коваль, 1977, и др.). Число работ, в которых выясняется влияние лишайников на микромицеты почв, невелико, и, как правило, в них не указывается видовой состав ни лишайников, ни микромицетов. Еще реже авторы описывают влияние лишайников на какой-то один организм или узкую группу.

Например, У. Хардер и Е. Убельмессер (Harder, Uebelmesser, 1958) отмечают уменьшение низших фикомицетов в почвах с определенной микрофлорой и связывают это с воздействием лишайников. Аналогичные результаты получены Е. С. Лисиной и Р. А. Максимовой (1967) при изучении почвенных грибов ризосферы растений из окрестностей Беломорской биологической станции МГУ. Авторы не указывают виды лишайников, но констатируют уменьшение числа диаспор в субстрате под нижней частью таллома лишайников по сравнению с ризосферой высших растений.

Интересные данные получены Р. Брауном и П. Миколой (Brown, Micola, 1974). Изучая влияние лишайников, образующих сплошной ковер в лесах Финляндии, на развитие соснового подроста, они пришли к выводу, что лишайники, подавляя микоризообразование, создают тем самым благопривтные услопия длн развитин грибов, более патогенных для сеянцев сосны.

О токсичности для азотобактера почв из-под лишайников упоминает Т. И. Евдокимова (1962), в опытах которой удаление лишайникового покрова (*Cladonia rangiferina*) через три года приводило к снижению токсичности почвы и увеличению численности азотобактера.

Определение суммарного количества разных групп бактерий (аммонифицирующих, целлюлозолитических, азотобактера) в почвах под лишайниками, проведенное И. Малицким (Malicki, 1970), показало уменьшение количества бактерий в почвах под *Cladonia sylvatica*, но увеличение их в почвах под *C. rangiferina* по сравнению с почвами без лишайников. Различие в количестве бактерий под этими видами лишайников автор связывает с образованием усниновой кислоты *C. sylvatica*, и отсутствием ее у *C. rangiferina*.

О возможности проникновения в почву лишайниковых кислот упоминают как сам Малицкий (Malicki, 1965), так и французские ученые (André et al., 1975). Однако они по-разному подходят к решению этого вопроса. Малицкий считает, что лишайниковые кислоты, отлагающиеся на гифах лихенизированных грибов, вымываются в почву дождевой водой, в то время как опыты французских исследователей по изучению лишайникового опада позволили им высказать предположение, что лишайниковые кислоты поступают в почву в результате разложения слоевищ эпифитных лишайников, ежегодный опад которых может достигать 75—99 кг/га. Например, при разложении только одного вида эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* в почву ежегодно поступает 1—2 кг атранорина.

Оба предположения не лишены оснований, хотя о наличии лишайниковых кислот в почве еще мало известно. В свете этого вопроса значительный интерес представляет работа канадских исследователей (Bandoni, Towers, 1967), которые в почве под эпифитными лишайниками обнаружили только следы усниновой кислоты и показали, что не только усниновая кислота может ингибировать рост бактериальных и грибных организмов, но некоторые микроорганизмы способны разлагать усниновую кислоту. К сожалению, о путях разложения усниновой кислоты ничего не известно и в указанной работе не были определены продукты ее разложения.

Учитывая хелатирующую способность лишайниковых кислот (Iskander, Syers, 1971), можно предположить, что они, связываясь в почве с металлами, или образуют какие-то новые соединения или разлагаются микроорганизмами на более простые вещества.

Тот факт, что разложение отмерших лишайников протекает крайне медленно (Жукова, 1956), а живые лишайники не разлагаются микроорганизмами, дает основание думать, что они выделяют какие-то вещества, препятствующие процессу разложения. Попадая в почву, эти вещества,

так же как и выделения высших растений, несомненно влияют на почвенные авто- и гетеротрофные организмы.

Цель работы: выяснить возможное действие лишайников на видовой состав микроскопических почвенных грибов в природных условиях.

Материалы и методы

В лишайниковом сосняке (Pinetum cladoniosum) на о. Великом в Кандалакшском заповеднике было заложено 7 пробных площадок: 4 с сомкнутым лишайниковым покровом и 3 контрольных (без лишайникового покрова). Размер каждой площадки 1 м². На опытных площадках покрытие лишайников *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Harm. достигает 70—80%, на долю кустарничков (брусника, вереск, черника, водяника, толокнянка) приходится от 10 до 15%, покрытие площадок другими видами лишайников менее 10%. На контрольных площадках покрытие кустарничками остается таким же, как на опытных; других видов лишайников менее 1%; остальная часть площадок без растительного покрова. Почвы на всех площадках — карликовый подзол на кислом основании.

Микологические исследования почв проводились в конце июля 1976 г. Пробы почв для микологического анализа после удаления подстилки отбирали с глубины 0—2 см по стандартной методике (Литвинов, 1967) в стерильные пакеты из бумаги «Крафт», просушивали на воздухе и не позднее чем через 2 месяца исследовали. Брали смешанные пробы почв из 8—10 точек отдельно под лишайниками *C. rangiferina* и *C. stellaris*, под кустарничками (без разделения их на виды) и с участков без растений. Всего получено 14 смешанных проб: 4 — из-под *C. rangiferina*, 4 — из-под *C. stellaris*, 3 — из-под кустарничков и 3 пробы — почвы с участков без растительного покрова. Образцы почв высевались в виде водно-почвенной суспензии (разведение 1 : 100 и 1 : 1000) по 0.2 мл на питательные среды, подкисленные лимонной кислотой: сусло-агар, Чапек-агар и голодный агар. Для каждой среды с учетом разведений применялось 5 повторностей, что составило 30 чашек Петри для каждой почвенной пробы.

Результаты и обсуждение

Всего из почв опытных образцов, отобранных в лишайниковых борах, выделен 441 изолят микроскопических почвенных грибов, которые принадлежат к 40 видам, 70% которых составляют виды рода *Penicillium*. Сравнение видов грибов, выделенных из почв под *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, кустарничками и из почв без растительного покрова, показало, что общее число видов в этих почвах почти одинаково, а различия обусловлены в основном видами рода *Penicillium* (табл. 1).

Из видов рода *Penicillium* только 5 являются общими для почв под *C. stellaris* и *C. rangiferina*, причем 3 из них встречаются в почвах и под кустарничками и в почвах без растительности. По набору других грибов исследованные почвы отличаются еще меньше. Исключение представляет *Aspergillus fumigatus*, найденный только в почве без растительности, и *Mucor racemosus*, выделенный из почв под кустарничками. Остальные виды грибов встречались или во всех почвах или выпадали из какой-нибудь одной-двух почв.

Особенно интересно отсутствие *Trichoderma harzianum* в почвах под *Cladina stellaris*, поскольку названный вид постоянно встречается во всех исследованных почвах.

Rinocladiella elatior встречалась только в почвах под лишайниками и отсутствовала в почвах с контрольных площадок.

Хотя разница в числе видов незначительна, все же по числу видов почва под *C. stellaris* более близка к почве без растительности, а почва под *C. rangiferina* — к почве под кустарничками.

Анализ распределения видов рода *Penicillium* по секциям выявил отсутствие представителей секции *Biverticillata-symmetrica* в почвах под

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав микроскопических почвенных грибов в почвах лишайниковых сосняков

Вид	Встречаемость грибов в почвах под			
	Cladina stellaris	*Cladina rangiferina*	кустарничками	контроль (почва без растительности)
Aspergillus fumigatus Fres.	—	—	—	+
A. niger V. Tiegh.	+	+	+	+
Humicola sp.	+	+	+	+
Mortierella ramanniana (Möller) Linnem.	+	+	+	+
Mortierella sp.	+	+	+	+
Mucor racemosus Fres.	—	—	+	—
Mycelia sterilia (I) *	+	—	—	—
M. sterilia (II)	—	—	—	+
Oidiodendron tenuissimum (Peck.) Hughes	+	+	—	+
Penicillium brevi-compactum Dierckx	—	—	+	—
P. canescens Sopp	—	+	—	—
P. chermisinum Biourge	—	—	+	—
P. chrysogenum Thom	+	—	—	—
P. citrinum Thom	—	+	—	—
P. claviforme Bain.	—	—	+	—
P. corymbiferum Westl.	—	+	—	—
P. cyclopium Westl.	—	—	+	+
P. frequentans Westl.	+	+	+	+
P. fuscum Sopp	+	+	+	+
P. lanosum Westl.	+	+	—	—
P. notatum Westl.	—	—	+	—
P. puberulum Bain.	—	+	—	—
P. purpurogenum Stoll	—	—	+	+
P. raistrickii Smith	+	+	+	+
P. resticulosum Birk. et Smith	—	+	—	—
P. spinulosum Thom	—	—	+	—
P. silvaticum Suprun	—	—	+	—
P. vinaceum Gilman et Abbott	+	+	—	—
P. viridicatum Westl.	+	—	+	—
Penicillium sp.$_1$	—	+	—	+
Penicillium sp.$_2$	—	—	+	—
Penicillium sp.$_4$	—	+	+	+
Penicillium sp.$_5$	+	—	—	—
Penicillium sp.$_7$	+	—	—	—
Penicillium sp.$_{10}$	+	—	—	—
Penicillium sp.$_{12}$	—	—	+	+
Penicillium sp.$_{16}$	—	+	—	—
Rinocladiella elatior Mangenot.	+	+	—	—
Trichoderma harzianum Rifai	—	+	+	+
T. viride Pers. ex S. F. Gray	+	+	+	+
Число видов рода *Penicillium*	10	13	15	8
Общее число видов	18	21	22	17

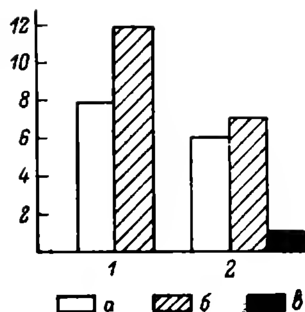
* I — светлоокрашенная, II — темноокрашенная.

лишайниками, хотя представители секций *Asymmetrica* и *Monoverticillata* здесь имеются (рис. 1). Соотношение видов секций *Monoverticillata* и *Asymmetrica* в почвах с контрольных площадок (под кустарничками и без растительного покрова) приблизительно сходно, в то время как в почвах под лишайниками число видов секции *Asymmetrica* в 1.5 раза больше видов секции *Monoverticillata*. Суммарное число видов рода *Penicillium* в почвах под лишайниками также на 30% больше, чем в почвах с контрольных площадок.

Как видно из диаграммы (рис. 2), в почве под *C. rangiferina* несколько больше видов секций *Asymmetrica* и *Monoverticillata*, чем в почве под *C. stel-*

Рис. 1. Число видов рода *Penicillium* разных секций в почве под лишайниками и с контрольных площадок.

1 — почва под лишайниками, *2* — контроль (почва под кустарничками и без растительного покрова). *а* — виды секции *Monoverticillata*, *б* — виды секции *Asymmetrica*, *в* — виды секции *Biverticillata-symmetrica*.



laris. В почве под кустарничками соотношение видов этих двух секций одинаково, в то время как в почве без растительного покрова число видов секции *Asymmetrica* в 2 раза меньше даже по сравнению с числом видов этой секции в почве под *C. stellaris*.

Таким образом, все выделенные нами виды можно разделить на 3 группы:

1) виды, отсутствующие под лишайниками, но встречающиеся в почвах на контрольных площадках (под кустарничками или в почве без растительности);

2) виды, найденные в почвах под лишайниками, но отсутствующие в почвах контрольных площадок;

3) виды, общие для почв под лишайниками и с контрольных площадок (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Связь между почвенными грибами и лишайниками в борах беломошниках

№ п./п.	1-я группа	2-я группа	3-я группа
1	*Mycelia sterilia*	*Aspergillus fumigatus*	*Aspergillus niger*
2	*Penicillium canescens*	*Mucor racemosus*	*Humicola* sp.
3	*P. chrysogenum*	*Mycelia sterilia*	*Mortierella ramanniana*
4	*P. citrinum*	*Penicillium brevi-compactum*	*Mortierella* sp.
5	*P. corymbiferum*	*P. chermisinum*	*Oidiodendron tenuissimum*
6	*P. lanosum*	*P. claviforme*	*Penicillium frequentans*
7	*P. puberulum*	*P. cyclopium*	*P. fuscum*
8	*P. resticulosum*	*P. notatum*	*P. raistrickii*
9	*P. vinaceum*	*P. purpurogenum*	*P. viridicatum*
10	*Penicillium* $sp._5$	*P. spinulosum*	*Penicillium* $sp._1$
11	*Penicillium* $sp._7$	*P. sylvaticum*	*Penicillium* $sp._4$
12	*Penicillium* $sp._{10}$	*Penicillium* $sp._2$	*Trichoderma harzianum*
13	*Penicillium* $sp._{16}$	*Penicillium* $sp._{12}$	*T. viride*
14	*Rinocladiella elatior*		

Анализ полученных результатов показывает, что хотя число видов почти одинаково в исследованных почвах и в них имеются общие виды, видовой состав почвенных микромицетов значительно различается даже в почвах под двумя видами лишайников одного рода. Подобное различие установлено для многих высших растений (Сизова и Супрун, 1962; Литвинов и Смирнова, 1975, 1976, и др.).

Таким образом, проведенные исследования показали, что лишайники оказывают существенное влияние на почвенные микромицеты, дифференцируя видовой состав, характерный для сосняков, хотя способ этого воздействия еще неясен.



Рис. 2. Число видов рода *Penicillium* разных секций в почвах под разными растениями.

1 — почва под *Cladina stellaris*, *2* — почва под *C. rangiferina*, *3* — почва под кустарничками, *4* — почва без растительного покрова (контроль). Обозначения те же, что на рис. 1.

ЛИТЕРАТУРА

Евдокимова Т. И. (1962). О токсичности некоторых мхов и лишайников в отношении азотобактера в почвах Карелии. Почвоведение, 8. — Жукова Р. А. (1956). Микробиологические исследования целинных почв Кольского полуострова. Микробиология, 25, 5. — Запрометова К. М. (1977). Почвенные микромицеты лугового биогеоценоза. Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Тез. докл. — Красильников Н. А. (1944). Влияние растительного покрова на микробный состав в почве. Микробиология, 13, 5. — Лисина Е. С., Р. А. Максимова. (1967). Некоторые данные о микофлоре ризосферы растений на побережье Белого моря. НДВШ, Биологические науки, 5. — Литвинов М. А. (1967). Определитель микроскопических почвенных грибов. — Литвинов М. А., Н. В. Смирнова. (1975). Почвенные микроскопические грибы в корневой зоне растений Репетекского заповедника в Восточных Каракумах. Нов. сист. низш. раст., 12. — Литвинов М. А., Н. В. Смирнова. (1976). Микофлора песчаных пустынных почв под черными саксаульниками в Репетекском заповеднике в Восточных Каракумах. Нов. сист. низш. раст., 13. — Озерская С. М., К. М. Запрометова, Т. Г. Мирчинк. (1977). Состав комплексов микромицетов в подстилках и почвах лесных биогеоценозов. Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Тез. докл. — Ордин А. П. (1957). Влияние растительности на состав микофлоры почвы. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4. — Пидопличко Н. М., Э. З. Коваль. (1977). Пенициллии почв различных ассоциаций степных заповедников УССР. Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах». Тез. докл. — Сизова Т. П., Т. П. Супрун. (1962). Некоторые данные о микофлоре березового, липового и елового лесов Звенигородской биостанции МГУ и ризосфер соответствующих пород. Бюлл. МОИП, отд. биология, 67, 5. — André I., F. Gourbiére, R. Bardin. (1975). Lichens epiphytes et microfonges liés aux aiguilles dans une sapiniere du Pilat (Massif Central). Ecol. plant., 10, 1. — Bandoni R. J., G. H. N. Towers. (1967). Degradation of usnic acid by microorganisms. Canad. J. Biochem., 45. — Brown R. T., P. Micola. (1974). The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. Acta Forestalia Fennica, 141. — Harder R. U., E. Uebelmesser. (1958). Über die Beeinflussung niederer Erdphycomyceten durch Flechten. Arch. Microbiol., 31. — Iskander I. K., J. K. Svers. (1971). Metal-complex. formation by lichen compounds. The journal of soil science, 23, 3. — Malicki I. (1965). Wplyw kwasów porostowych na microorganizmy glebowe. Cześć I. Wyplukiwanie kwasów do gleby. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, 20, 16. — Malicki I. (1970). Wplyw kwasów porostowych na microorganizmy glebowe. Cześć III. Wplyw gatunkow z zodzaju Cladonia na stosunki bakteryjne w glebe zespolu Peucedano—Pinetum cladonisetum. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, 25, 11.

Московский государственный университет. Получено 8 VI 1978

УДК 58.035 : 581.16

Г. А. Одуманова-Дунаева

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ И РЕГУЛЯТОРНАЯ РОЛЬ СВЕТА В РЕПРОДУКТИВНОМ РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ

G. A. ODUMANOVA-DUNAEVA. ENERGETIC AND REGULATIVE ROLE OF LIGHT IN REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF PLANTS

У длиннодневного растения *Brassica carinata* A. Braun репродуктивное развитие подавляется при исключении ассимиляции атмосферной углекислоты. У короткодневного растения *Perilla ocymoides* L. удается вызвать цветение при отсутствии фотосинтетической ассимиляции углекислоты в период непродолжительной индукции в условиях короткого дня в сочетании с дополнительной экспозицией в темноте. При замене 15-часовой ночи ближней инфракрасной радиацией перилла остается вегетативной, вместе с тем исключение атмосферного CO_2 в период облучения ближней инфракрасной радиацией приводит к зацветанию растений. Регулирующее действие света на развитие периллы масличной, проявляющееся при разрыве индуктивной ночи красным и дальним красным светом, находится в зависимости от углекислотного режима. Полученный экспериментальный материал обсуждается с позиций биоэнергетики.

Взаимодействие растений со светом происходит через фотоактивные системы, среди которых главную роль играют системы фотосинтеза и фотоморфогенеза. Выяснить участие отдельных фотоактивных систем в про-

цессах роста и развития является важной задачей физиологии, поскольку создает научную основу для управления сроками созревания растений и их урожаем.

При изучении репродуктивного развития периллы масличной были обнаружены световые реакции, регулирующие скорость зацветания в отсутствие атмосферной углекислоты. Свет в атмосфере без углекислоты за пределами верхней критической длины дня (равной 15 ч и в период светового разрыва ночи ингибировал развитие периллы (Одуманова-Дунаева, 1972; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972а, б). Свет в безуглекислотной атмосфере в течение короткого дня способствовал прохождению процессов, приводящих периллу масличную к репродукции (Одуманова-Дунаева, 1972; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972а, б; Мошков и др., 1974).

Совершенно иные результаты были получены в опытах с длиннодневным растением абиссинской капустой. Отсутствие атмосферной углекислоты в индукционный период (в течение длинного дня, при непрерывном освещении или во время светового разрыва ночи) вызывало подавление репродуктивного развития растений или его прекращение (Одуманова, 1959; Одуманова-Дунаева, 1972; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972а, б).

В период 1972—1977 гг. нами был получен новый материал, расширивший представления об энергетической и регуляторной роли света в развитии фотопериодически активных видов.

Полное отсутствие атмосферной углекислоты в течение двухнедельного индукционного периода исключало фотопериодическую реакцию цветения периллы в опытах Б. С. Мошкова (1950) и Г. А. Одумановой (1959). Однако дальнейшие исследования показали, что вся индукция цветения, т. е. процессы, обеспечивающие возможность перехода к репродукции, могут протекать у периллы масличной вне прямой связи с фотосинтетической ассимиляцией атмосферной углекислоты. Для этого был выбран такой режим индукции, при котором можно было бы свести к минимуму истощение растений. Соответствующий режим был подобран нами на основе исследований Б. С. Мошкова, показавшего, что в нормальной атмосфере период темноты 3—4 суток, дополняющий фотопериодическое воздействие, несколько меньше минимального, способствует переходу к репродукции короткодневных растений (Мошков, 1961).

Материал и методы

Метод исключения атмосферной углекислоты в условиях различного свето-темнового режима дает возможность в значительной мере оценить вклад фотосинтеза в процессы репродуктивного развития растений. Наиболее удобными для этой цели являются фотопериодически активные виды растений, у которых при варьировании длины дня можно четко разграничить этапы онтогенеза. В наших многолетних исследованиях, проведенных с короткодневными растениями — периллой масличной *Perilla ocymoides* L. и ипомеей голубой *Pharbitis nil* Choisy — и длиннодневным растением абиссинской капустой *Brassica carinata* A. Braun, для экспозиции в атмосфере без углекислоты листья или целые растения герметично заключались в стеклянные камеры, через которые мог циркулировать обычный воздух или воздух, лишенный CO_2 с помощью щелочных поглотителей (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972а). Отсутствие углекислоты в воздухе, поступающем в камеры, контролировалось термокондуктометрическим газоанализатором с точностью до 0.001%.

В опыт поступали растения периллы, выращенной в течение месяца в условиях непрерывного люминесцентного освещения, исключающего ее репродуктивное развитие. Индукция на коротком 9-часовом дне проводилась при люминесцентном освещении лампами ЛБ-40 (от 30 до 60 вт/м^2) и на свету ламп накаливания с водяным фильтром в 5 см (200—250 вт/м^2) при температуре 20—25° С. По прошествии индукционного периода расте-

ния вновь помещались на непрерывный люминесцентный свет. Абиссинская капуста выращивалась около месяца на свету ламп накаливания (300—350 вт/м²) в условиях короткого 12-часового дня, исключающего ее зацветание. Во время индукции растения находились при непрерывном освещении.

Результаты

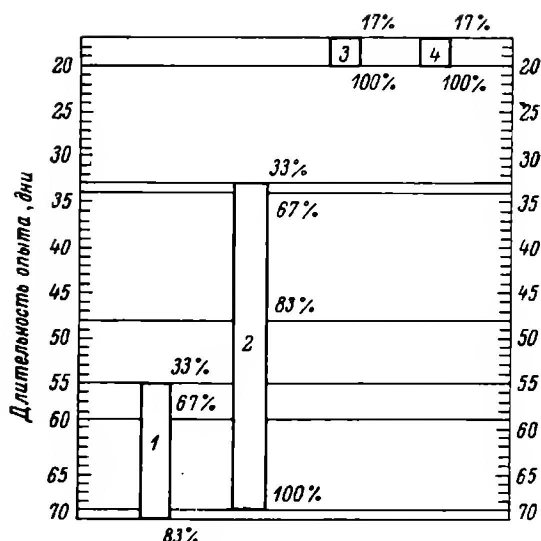
В течение 1972—1976 гг. было проведено 10 опытов с периллой масличной при режиме индукции: 4 суток темноты+5 коротких 9-часовых дней, в каждом варианте исследовалось от 6 до 12 растений. Все опыты дали вполне согласованные результаты. Здесь приводится данные одного из них, где половина растений проходила индукцию при люминесцентном освещении, а другая половина — на свету ламп накаливания. У контрольных растений, находившихся все время в нормальной атмосфере, на 17—19 день образовались генеративные органы, а затем наступило цветение (рис. 1, *3*, *4*; 2, *3*, *4*). При исключении атмосферной углекислоты в течение 5 коротких дней на люминесцентном свету растения также переходили к репродукции, хотя и с заметным опозданием, на 33—34-й день от начала фотопериодического воздействия (рис. 1, *2*; 2, *2*). Присутствие ближней инфракрасной радиации в лучистом потоке (на свету ламп накаливания) сильно задержало фотопериодическую реакцию развития (рис. 1, *1*; 2, *1*), лишь на 55-й день появились зачатки соцветий у единичных растений, у остальных они образовались еще позднее, на 59—70-й день. Цветение этих растений в течение опыта не наступало.

Эффективность света в атмосфере без CO_2 при разрыве индуктивного темнового периода, показанная нами ранее для периллы масличной, была подтверждена на примере другого короткодневного растения — ипомеи голубой. Для опытов использовалась водная культура ипомеи в фазе 3—4 листа, выращенной при непрерывном люминесцентном освещении. В течение месяца по два раза в неделю растения помещались в условия различного фотопериодического (по методике А. А. Иоффе) и углекислотного режима. Контрольные экземпляры в эти дни находились в обычной атмосфере на 13-часовом дне. Остальные растения в те же сроки помещались в условия 24-часового режима с разрывом темнового периода: 13 с+ +8 т+1 с+2 т (где с — свет, а т — темнота), причем одна часть растений в период 1-часового светового разрыва была в обычной атмосфере, другая на это время герметично заключалась в стеклянные камеры с током воздуха без углекислоты. Под действием короткого дня в нормальной атмосфере у контрольных растений уже через 10—12 дней появились бутоны, а затем и цветы. При разрыве 11-часовой ночи светом растения оставались вегетативными независимо от присутствия атмосферной углекислоты в период светового разрыва.

В атмосфере, лишенной углекислоты, подавляется нециклическое фотофосфорилирование, но продолжается запасание световой энергии в листе за счет реакций циклического фотофосфорилирования. Исследования, проведенные нами с периллой масличной, показали, что в отсутствие ассимиляции атмосферной углекислоты в листьях осуществляются восстановительные процессы, характерные для фотосинтеза. Для контроля за действием света на растения в безуглекислотной атмосфере мы воспользовались бескамерным способом измерения фотосинтеза, предложенным О. Д. Быковым (1974). Для проведения опытов (совместно с Т. М. Радомысльской) у растений отрывали первый сверху развитый лист и помещали его в пробирку с водой. Пробирки с листьями герметично заключались в стеклянные камеры, через которые циркулировал воздух, очищенный от углекислого газа, и экспонировались на люминесцентном свету (30 вт/м²). Контрольные пробирки с листьями помещались в темноту. Через сутки было зафиксировано изменение содержания восстановленных веществ в листьях (табл. 1). Полученные цифры показывают, что на свету в атмосфере, лишенной углекислоты, в листьях повышается уровень восстановленности тканей. Подобные результаты были получены

Рис. 1. Репродуктивное развитие периллы масличной после воздействия 4 суток темноты +5 коротких 9-часовых дней.

Условия воздушного и светового режима в течение 5 коротких 9-часовых дней: *1* — атмосфера без CO_2, лампы накаливания; *2* — атмосфера без CO_2, люминесцентное освещение; *3* — нормальная атмосфера, свет ламп накаливания; *4* — нормальная атмосфера, люминесцентное освещение.
Здесь и на рис. 4 *цифры справа от столбиков* — процент растений с генеративными точками роста.



Е. А. Бойченко (1973) при исследовании листьев примулы и традесканции.

Энергия, полученная при циклическом фотофосфорилировании, способствует осуществлению ряда биосинтезов, стимулирует передвижение веществ и поглощение ионов (Tanner et al., 1969, и др.). В неоднократно повторенных нами опытах с периллой масличной было установлено, что свет даже в отсутствие атмосферной углекислоты ускоряет передвижение запасных питательных веществ в точки роста и прирост листьев на побегах. Для обнаружения этого явления декапитированные растения в водной культуре с двумя листьями третьего яруса, выравненными по площади, и двумя пазушными побегами заключались в стеклянные камеры, через которые мог циркулировать воздух без углекислоты. Прирост листьев на пазушных побегах в безуглекислотной атмосфере в отсутствие новообразования органического вещества свидетельствовал о передвижении запасных питательных веществ к точкам роста. Влияние света в атмосфере без углекислоты на прирост листьев было прямо пропорционально интенсивности и продолжительности его воздействия (табл. 2). Некоторые исследователи считают отток ассимилятов из листьев в точки роста важным условием осуществления фотопериодической реакции цветения (Lincoln et al., 1956; Carr, 1957; King et al., 1968). По данным табл. 2 можно отметить корреляцию между приростом листьев (передвижением веществ к точкам роста) и переходом растений к репродуктивному развитию.

В первых опытах с абиссинской капустой (Одуманова, 1959), установивших зависимость ее репродуктивного развития от фотосинтеза, индукционный период при непрерывном освещении в отсутствие атмосферной углекислоты продолжался 10 дней. Последующие исследования установили, что минимальный индукционный период для абиссинской капусты

ТАБЛИЦА 1

Изменение содержания восстановленных веществ (СВВ) в листьях периллы масличной при экспозиции в темноте и на свету в атмосфере без CO_2 (при 25° С)

№ опыта	Условия опыта	СВВ, в единицах оптической плотности на 1 г сыр. веса			
		исходное	через 24 часа	разность	
				абсолютная	в %
1	Атмосфера без CO_2, люминесцентный свет (30 вт/м²)	14.6	15.7	1.1	7.0
2		14.1	17.0	2.9	20.5
3		11.9	14.5	2.6	21.8
1	Темнота	13.8	14.3	0.5	3.6
2		12.3	13.0	0.7	5.7
3		15.6	15.5	—0.1	—0.6





Рис. 2. Точки роста периллы масличной на 45-й день опыта после воздействия режима: 4 суток темноты +5 коротких 9-часовых дней.

Обозначение вариантов то же, что и на рис. 1.

составляет 4 дня. Однако в опытах 1974 г. сокращение срока индукции при непрерывном освещении лампами накаливания с 10 до 5 суток по-прежнему приводило к бутонизации на 10—14-й день лишь контрольные растения, находившиеся в нормальной атмосфере. Растения, получавшие свет в отсутствие атмосферной углекислоты, до конца опыта (60 дней) оставались вегетативными, в то же время их листья сохраняли зеленую окраску в течение всего опыта и даже продолжали увеличиваться в размере. Свет в безуглекислотной атмосфере, как отмечалось в прежних исследованиях, оставался неэффективным для репродуктивного развития абиссинской капусты.

Для испытания регуляторного действия света в серии опытов с периллой масличной репродуктивное развитие исследовалось при прерывании темнового периода актиноритма люминесцентным светом и последующем воздействии ближней инфракрасной радиацией в условиях различного углекислотного режима.

Опыты проводились 4 раза в течение 1975—1976 гг. при 6-кратной повторности. Растения периллы размещались в световой установке из зеркальных ламп накаливания с водяным экраном (5 см) при интенсивности света 200—250 вт/м^2. В течение двух недель перилла находилась





Рис. 2 (*продолжение*).

в условиях 15-часового дня. Контрольный вариант получал 9-часовую ночь без разрыва, для остальных растений через 5 ч темноты на 10 мин включался люминесцентный свет (около 40 вт/м²), который по своему действию в разрыве ночи был идентичен красному свету неоновых ламп. Часть растений после этого облучалась 10 мин ближней инфракрасной радиацией с длиной волны 720—1200 нм и максимумом около 800 нм (50 вт/м²), выделенной из света ламп накаливания с помощью специальных инфракрасных фильтров.

С учетом различного углекислотного режима варианты опыта были следующими: 1) 9-часовая ночь без разрыва в нормальной атмосфере, 2) 10-минутный разрыв ночи +10-минутное облучение ближней инфра-

ТАБЛИЦА 2

Прирост листьев на пазушных побегах периллы масличной в условиях различного светового и углекислотного режима (люминесцентное освещение)

Условия опыта	Прирост листьев, г сыр. веса на 6 растений	Наличие репродуктивных органов на 70-й день опыта
9-часовой день, нормальная атмосфера, 25 вт/м², 7 дней	2.90	Есть
Непрерывное освещение без CO_2, 25 вт/м², 7 дней	0.60	»
9-часовой день без CO_2, 25 вт/м², 7 дней	0.15	Есть у 60% растений
9-часовой день (1 ч в нормальной атмосфере+ +8 ч в атмосфере без CO_2), 25 вт/м², 14 дней	0.72	Есть
9-часовой день (1 ч в нормальной атмосфере+ +8 ч в атмосфере без CO_2), 3—5 вт/м², 14 дней	0.40	»
1 ч света в сутки, нормальная атмосфера, 25 вт/м², 14 дней	0.03	Нет
Темнота, нормальная атмосфера, 7 дней	0.05	»

красной радиацией в нормальной атмосфере, 3) 10-минутный разрыв ночи в нормальной атмосфере, 4) 10-минутный разрыв ночи в атмосфере без CO_2, 5) 10-минутный разрыв ночи в атмосфере без CO_2+10-минутное облучение ближней инфракрасной радиацией в нормальной атмосфере, 6) 10-минутный разрыв ночи в нормальной атмосфере+10-минутное облучение ближней инфракрасной радиацией в атмосфере без CO_2.

После двухнедельного пребывания в условиях 15-часового дня у периллы на 21-й день закладывались генеративные органы. Спустя еще 3—5 дней появились зачатки соцветий у растений, облучавшихся последовательно 10 мин люминесцентным светом и 10 мин ближней инфракрасной радиацией в нормальной атмосфере. Все растения, испытавшие 10-минутный световой разрыв ночи в атмосфере без углекислоты, остались вегетативными как при последующем облучении ближней инфракрасной радиацией, так и без него (рис. 3). Репродуктивное развитие отсутствовало и в том случае, если углекислый газ исключался из атмосферы только в период действия ближней инфракрасной радиации. В ряде опытов и световой разрыв, и последующее облучение ближней инфракрасной радиацией проводились на фоне безуглекислотного режима. Результат был тот же, растения оставались вегетативными в течение 70 дней.

Обнаруженная нами связь эффективности ближней инфракрасной радиации в присутствии атмосферной углекислоты проявляется в разной степени в зависимости от спектрального состава света. Если в течение всего опыта (и в основной период, и в период светового разрыва ночи) растения освещать люминесцентным светом, почти не содержащим ближней инфракрасной радиации, то репродуктивное развитие, подавленное 10-минутным световым разрывом ночи, все же восстанавливается при действии ближней инфракрасной радиации и при исключении атмосферной углекислоты, но значительно медленнее, чем в нормальной атмосфере (рис. 4).

Особый интерес представляют опыты, проведенные с периллой масличной, в которых на время индукции темновой период актиноритма полностью заменялся облучением ближней инфракрасной радиацией. Все растения были разделены на две группы: одна из них в течение 9 дней по 9 ч в сутки освещалась светом ламп накаливания (200—250 вт/м²), другая — люминесцентным светом (60 вт/м²). Остальные 15 ч все растения ежесуточно облучались ближней инфракрасной радиацией (с λ=720—1200 нм, максимумом при 800 нм, интенсивностью 50 вт/м²). На время действия ближней инфракрасной радиации половина растений каждой группы находилась в нормальной атмосфере, у другой половины листья помещались в ток воздуха, лишенного углекислоты. Контрольные растения все 9 суток были

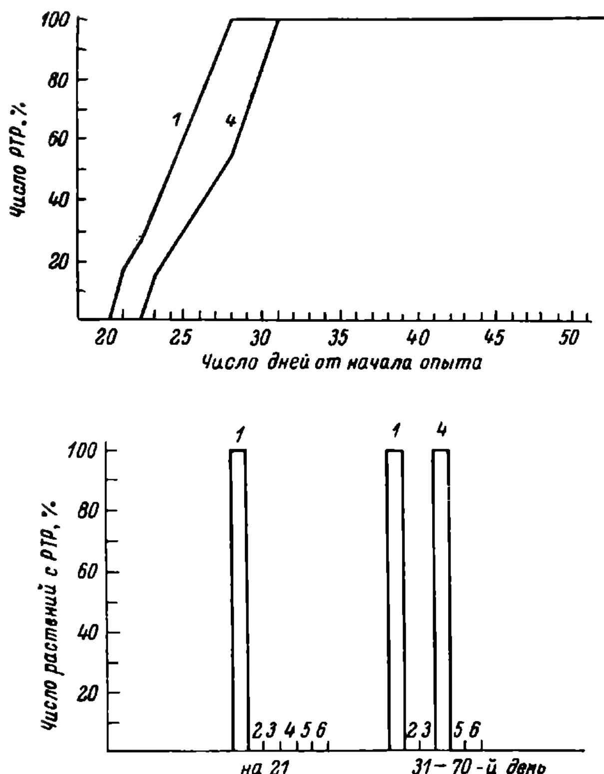


Рис. 3. Регуляторное действие света на репродуктивное развитие периллы масличной при прерывании темнового периода суточного актиноритма в зависимости от углекислотного режима (основной 15-часовой световой период на свету ламп накаливания, разрыв ночи проводится люминесцентным светом).

РТР — репродуктивные точки роста.

Условия в период разрыва 9-часовой ночи через 5 ч темноты (атмосфера без CO_2 указывается, во всех остальных случаях атмосфера нормальная): *1* — контроль, 9 ч темноты без разрыва; *2* — 10 мин света (с), *3* — 10 мин с в атмосфере без CO_2, *4* — 10 мин с +10 мин ближней инфракрасной радиации (БИКР), *5* — 10 мин с в атмосфере без CO_2+10 мин БИКР; *6* — 10 мин с +10 мин БИКР в атмосфере без CO_2.

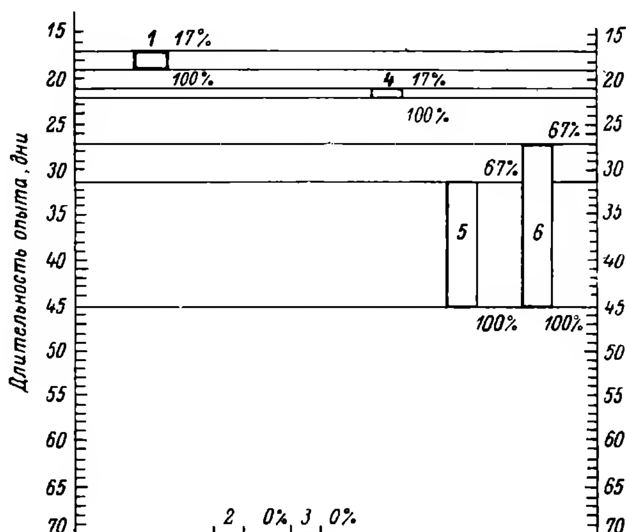


Рис. 4. Регуляторное действие света на репродуктивное развитие периллы масличной при прерывании темнового периода суточного актиноритма в зависимости от углекислотного режима (основной 15-часовой световой период при люминесцентном освещении, разрыв ночи проводится люминесцентным светом).

Обозначения вариантов опыта те же, что и на рис. 3.

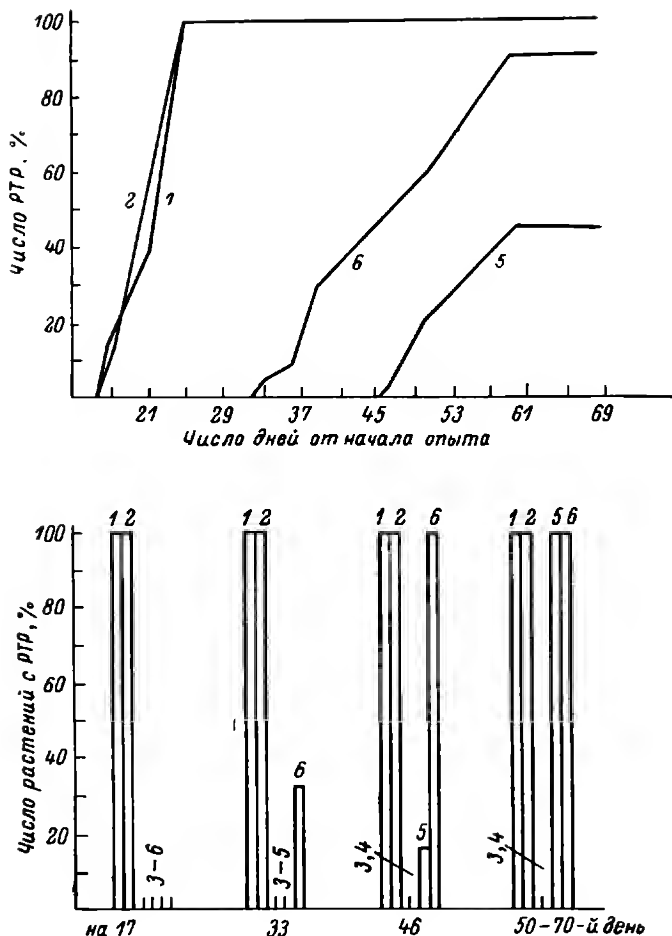


Рис. 5. Репродуктивное развитие периллы масличной при замене 15-часового темнового периода суточного актиноритма ближней инфракрасной радиацией в условиях различного углекислотного режима.

Варианты опыта (атмосфера без CO_2 указывается, в остальных случаях атмосфера нормальная); *1* — 9 ч с ламп накаливания (ЛН)+15 ч т (темноты), *2* — 9 ч с люминесцентных ламп (ЛЮМ)+15 ч т, *3* — 9 ч с ЛН+15 ч ближней инфракрасной радиации, *4* — 9 ч с ЛЮМ+15 ч БИКР, *5* — 9 ч с ЛН+ +15 ч БИКР в атмосфере без CO_2, *6* — 9 ч с ЛЮМ+15 ч БИКР в атмосфере без CO_2.

в условиях 9-часового дня и 15-часовой ночи в нормальной атмосфере.

Через 17 дней от начала индукции у контрольных растений, находившихся на свету ламп накаливания и при люминесцентном освещении, сформировались генеративные органы. Перилла, облучавшаяся вместо ночи ближней инфракрасной радиацией в нормальной атмосфере, оставалась вегетативной в течение 70 дней опыта, что подтвердило данные, полученные Мошковым (1953). Исключение атмосферной углекислоты в период облучения ближней инфракрасной радиацией вызывало переход к репродуктивному развитию у растений, освещавшихся по 9 ч в сутки люминесцентным светом, на 33—36-й день, при освещении светом ламп накаливания — на 46—50 день от начала индукции (рис. 5).

Обсуждение результатов

Роль углекислоты в растениях многообразна и не ограничивается субстратной функцией. Главным образом влияние углекислоты касается физиологических и биохимических процессов, связанных с фотосинтетической деятельностью растений. В отсутствие углекислого газа угнетается реакция Хилла (Warburg, Krippahl, 1958), снижается синтез макроэргов (Farineau, 1966, и др.), подавляется реакция превращения ксантофиллов

(Сапожников и др., 1965), тормозятся восстановление нитратов и синтез белка из нитратного азота (Воскресенская, 1965), подавляются ростовые процессы (Splittstoesser, 1966; Мошков, Одуманова-Дунаева, 1970). Углекислота регулирует движение устьиц, формирование фотосинтетического аппарата, ферментативную активность тканей (Некрасова, 1970). В связи с изложенным механизм действия безуглекислотной атмосферы на жизнедеятельность растений представляется достаточно сложным. Однако основным следствием пребывания растений без атмосферной CO_2 является нарушение энергетического режима.

Прогресс в изучении фотосинтетического преобразования растениями световой энергии привел к представлению о циклическом и нециклическом фотофосфорилировании. Специальные методические приемы (экспозиция в атмосфере без углекислоты или на дальнем красном свету, применение специфических ядов) позволяет проследить за работой I и II фотосистем фотосинтеза в отдельности и установить долю участия обоих видов фотофосфорилирования в различных физиологических процессах (Арнон, 1962; Заленский и др., 1966; Tanner et al., 1969; Петров, Лосева, 1971; Glagoleva et al., 1972; Klob et al., 1973, и др.). При экспозиции растений в атмосфере без углекислоты или в условиях облучения ближней инфракрасной радиацией можно в значительной мере ограничить использование растениями световой энергии за счет подавления нециклического фотофосфорилирования и регулировать темпы репродуктивного развития.

Материалы исследований фотопериодической реакции развития периллы масличной указывают на то, что все процессы, связанные с физиологической перестройкой листьев в период благоприятного для зацветания короткодневного режима и приводящие к генеративному органогенезу, могут протекать, хотя и замедленно, в отсутствие атмосферной углекислоты. Если рассматривать процесс перехода периллы масличной к репродуктивному развитию с точки зрения биоэнергетики, то можно высказать следующие предположения. В течение короткого дня энергия нециклического фотофосфорилирования способствует быстрому переходу растений к репродуктивному развитию, однако при освещении сверх критической длины дня даже незначительное протекание реакций нециклического фотофосфорилирования блокирует цветение. В то же время энергия циклического фотофосфорилирования способствует генеративному развитию как в течение короткого дня, так и при непрерывном освещении, хотя темпы развития растений за счет одного этого источника энергии весьма замедлены. Для нормального развития периллы масличной в сжатые сроки необходимо функционирование обеих систем фотосинтеза.

Генеративное развитие длиннодневного растения абиссинской капусты осуществляется лишь в условиях, обеспечивающих фотосинтетическую ассимиляцию углекислоты. Очевидно, переход к репродукции этого растения требует значительных энергетических затрат и находится в тесной связи с нециклическим фотофосфорилированием.

Для обсуждения опытов с облучением ближней инфракрасной радиацией вместо ночи обратимся к нашим исследованиям периллы масличной, показавшим, что ежесуточное исключение атмосферной углекислоты на 10—14 ч при непрерывном освещении (в нормальной атмосфере препятствующем цветению) вызывает генеративное развитие растений (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1973). Можно предположить, что в обычной атмосфере при непрерывном облучении периллы видимым светом достаточной интенсивности или при экспозиции растений вместо ночного периода в условиях ближней инфракрасной радиации вырабатываются некоторые вещества, ингибирующие цветение. При облучении растений радиацией с длиной волны более 720 нм в безуглекислотной атмосфере можно рассчитывать на полное подавление реакций нециклического фотофосфорилирования. Очевидно, это оказывается благоприятным для протекания процессов, приводящих периллу масличную к цветению.

Если принять во внимание возможное влияние системы фитохрома на развитие в условиях непрерывного освещения, то следует заметить,

что оба режима — и непрерывное освещение видимым светом, и частичная замена видимого света ближней инфракрасной радиацией — приводят к снижению обеих форм фитохрома, особенно P_{730} (Chorney, Gordon, 1966, и др.). Такая ситуация, по-видимому, неблагоприятна для процессов зацветания периллы масличной. Отсутствие атмосферной углекислоты восстанавливает цветение еще неясным для нас образом.

Разграничить энергетическую и регуляторную роль света в жизнедеятельности растений весьма трудно, поскольку регуляторные функции света, по-видимому, осуществляются через биоэнергетические каналы. Это представляется тем более вероятным, если учесть уже известное взаимодействие фотосинтеза и фотоморфогенеза (Mumferd, Jenner, 1971; Одуманова-Дунаева, 1972, 1977). Тем не менее, учитывая общепринятые представления о фотоморфогенезе, некоторые эффекты действия света на растения мы будем рассматривать как регуляторные. Одним из них является обратимая реакция растений на кратковременное облучение красным и дальним красным светом.

Подавление репродуктивного развития периллы масличной световым разрывом ночи вне зависимости от ассимиляции атмосферной углекислоты во время разрыва уже было доказано ранее (Одуманова-Дунаева, 1972). В новых опытах интересен тот результат, что при исключении фиксации атмосферной углекислоты в период светового разрыва ночи или в период действия ближней инфракрасной радиации подавляется обратимое действие красного — дальнего красного света, тормозится восстанавливающий эффект дальнего красного света. Хотя полоса поглощения хлорофилла *a* простирается почти до 800 нм, фотосинтетическая ассимиляция углекислоты в ближней инфракрасной области ничтожна. Вместе с тем исключение атмосферной углекислоты оказывает значительное действие, нарушая фитохромные реакции, вероятно, подавляя взаимопревращение P_{600} и P_{730} форм фитохрома.

Таким образом, репродуктивное развитие фотопериодически активных растений находится в зависимости от энергетического и регуляторного действия света.

Выводы

1. У короткодневного растения периллы масличной удается вызвать образование генеративных органов при непродолжительной индукции в условиях короткого дня в безуглекислотной атмосфере (при дополнительной экспозиции в темноте). Для длиннодневного растения абиссинской капусты исключение атмосферной углекислоты в течение минимального периода индукции при непрерывном освещении приводит к полному подавлению репродуктивного развития.

2. Исключение атмосферной углекислоты на 10—15 ч в сутки в условиях непрерывного освещения видимым светом или в период замены ночного периода ближней инфракрасной радиацией вызывает зацветание периллы масличной, в то время как в нормальной атмосфере непрерывное освещение видимым светом достаточной интенсивности и его сочетание с ближней инфракрасной радиацией препятствуют репродуктивному развитию короткодневных растений.

3. Регуляторные функции света в развитии короткодневных растений, проявляющиеся при разрыве индуктивной ночи красным и дальним красным светом, находятся в зависимости от углекислотного режима растений. Если облучение красным или дальним красным светом проводилось в атмосфере без CO_2, то обратимость реакции растений нарушается, тормозится восстанавливающее действие дальнего красного света.

ЛИТЕРАТУРА

Арнон Д. И. (1962). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. V МБК. Механизм фотосинтеза. — Бойченко Е. А. (1973). Восстанавливающая сила соединений железа с флавиннуклеотидами растений. Физиол. раст., 20, 3. — Быков О. Д. (1974). Бескамерный способ изучения фотосинтеза

(методическое указание). — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. — Заленский О. В., Т. А. Глаголева, М. В. Чулановская. (1966). Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на фотосинтез и метаболизм ассимилирующих клеток *Chlorella pirenoidosa* Chick. Бот. ж., 51. 12. — Мошков Б. С. (1950). Физиологическая природа фотопериодической реакции растений. Пробл. бот., 1. — Мошков Б. С. (1953). Выращивание растений на искусственном освещении. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1970). О связи темновой фиксации углекислоты с фотопериодизмом. ДАН СССР, 192, 6. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1972а). Различие световых процессов, нарушающих темновую фазу актиноритмической реакции никтофильных и никтофобных растений. ДАН СССР, 203, 3. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1972б). Значение фотосинтеза для развития короткодневных и длиннодневных растений. Научно-техн. бюлл. Всес. селекц.-генетич. ин-т., XX. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1973). Влияние фотосинтеза на развитие периллы масличной и абиссинской капусты в условиях непрерывного освещения. Бот. ж., 58, 5. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева, Е. В. Соловьев, Н. В. Хованская. (1974). Взаимосвязь фотопериодической реакции развития с фотосинтезом в онтогенезе растений. Бот. ж., 59, 11. — Некрасова Г. Ф. (1970). Функции углекислоты в фотосинтезе и сопряженных с ним процессах. Уч. зап. Урал. унив., 113. — Одуманова Г. А. (1959). О связи фотосинтеза с фотопериодизмом. ДАН СССР, 124, 3. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1972). О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений. Бот. ж., 57, 1. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1977). Влияние ближней инфракрасной радиации на фотосинтез растений в условиях светокультуры. Бот. ж., 62, 6. — Петров В. Е., Н. А. Лосева. (1971). Скорость запасания энергии как интегральный показатель функционального состояния фотосинтезирующей клетки. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Сапожников Д. И., Т. Г. Маслова, Н. В. Бажанова. (1955). Исследование превращения ксантофиллов в отсутствие двуокиси углерода. Биохимия 30, 5. — Carr D. J. (1957). On the nature of photoperiodic induction. Phisiol. Plant., 10, 2 : 249—265. — Chorney W., S. A. Gordon. (1966). Action spectrum and characteristics of the light activated disappearens of phytochrome in oat seedlings. Plant Phisiol., 51, 5 : 891—896. — Farineau J. (1966). Etude de la genése des composés phosphorylés au sein de feuilles vertes illuminées dans des atmosphéres de composition variées. C. r. Acad. Sci., D., 263, 1 : 36—39. — Glagoleva T. A., M. V. Chulanovskaja, O. V. Zalenskii. (1972). Bioenergetics of the assimilating cells of *Chlorella pirenoidosa* Chick. Photosynthetica, 6 (4) : 354—363. — Hart J. W., M. M. Berrie. (1966). The germination of *Avena fatua* under different gaseous environments. Phisiol. Plant., 19, 4 : 1020—1025. — Kendrick R. E., C. J. P. Spruit. (1972). Phytochrome decay in seedlings under continuous incandescent light. Planta, 107, 4 : 341—350. — King R. W., L. T. Evans, I. F. Wardlaw. (1968). Translocation the stimulus in *Pharbitis nil* in relation to that of assimilates. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 59, 4. — Klob W., O. Kandler, W. Tanner. (1973). The role of cyclic photophosphorilation in vivo. Plant Physiol., 51, 5 : 825—827. — Leopold A. S., F. S. Guernsey. (1954). Flower initiation in the Alaska pea. Amer. Journ. Bot., 41, 3 : 182—185. — Lincoln R. G., K. A. Raven, K. S. Hamner. (1956). Ceratain factors influencing exspression of the flowering stimulus in *Xanthium*. Bot. Gaz., 117, 3 : 193—206. — Mumferd F. E., E. L. Jenner. (1971). Catalysis of the phytochrome dark reaction by reducing agents. Biochemistry, 10, 1 : 98—101. — Splittstoesser W. E. (1966). Dark CO_2-fixation and its role in the growth of plant tissue. Plant Physiol., 41, 5 : 755—759. — Tanner W., M. Loffler, O. Kandler. (1969). Cyclic photophosphorylation in vivo and its relation to photosynthetic CO_2-fixation. Plant Physiol., 44, 3 : 422—428. — Warburg O., G. Krippahl. (1958). Sauerstoff—Halbwertdrucke der Photosynthese und Atmung. Zeitschr. Naturforsch., 13, 66 : 509.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 5 IX 1977.

УДК 57 : 582.662

Ж. А. Акопян

БИОЛОГИЯ *HALANTHIUM RARIFOLIUM* C. KOCH (*CHENOPODIACEAE*)

J. A. AKOPYAN. THE BIOLOGY OF *HALANTHIUM RARIFOLIUM* C. KOCH (*CHENOPODIACEAE*)

Изучен полный цикл развития галантиума редколистного *Halanthium rarifolium* C. Koch. Отмечены биологические особенности прорастания, цветения, опыления (анемо- и энтомофилия) и распространения плодов.

Галантиум редколистный *Halanthium rarifolium* C. Koch — однолетнее растение, элемент Атропатенской флористической подпровинции. В Армянской ССР, произрастая повсюду в Ереванском флористическом районе, он наиболее характерен для эфемерово-галантиевой формации красных и желтых гипсоносных третичных глин; встречается также на засоленных и слабосолонцеватых почвах, иногда — на мергелистых известняках. В составе галофильных формаций этот вид тяготеет к участкам с нарушенными первичными группировками солянок.

Наблюдения над биологией галантиума редколистного вели на участке Отдела флоры и растительности Армении Ботанического сада АН АрмССР и в природных условиях. Растения выращивали из семян, собранных как в природе, так и на участке, где они высевались на таких же почвах, как и в естественных местообитаниях. Начиная с момента прорастания семян, периодически наблюдали за изменениями, происходящими в строении органов растения, за динамикой и особенностями роста. Растения во всех фазах онтогенеза зарисовывались.

Галантиум редколистный — растение 10—40 (иногда 60) см высоты, ветвящееся от самого основания, густо опушенное длинными, многоклеточными, нередко стирающимися волосками. Первая пара листьев и побегов супротивные, последующие очередные. Листья серовато-зеленые, самые нижние 18—25 мм длины, тупые, последующие 8—10 мм с остроконечием, верхние листья 3—5 мм, прилегающие к стеблю (рис. 1, *1—3*). Прицветные листья 4.3—4.6 мм, удлиненно-эллиптические, с остроконечием (рис. 1, *4*). Цветки с травянистыми прицветничками 4.3 мм длины, ланцетные с остроконечием, к основанию с узкими (до 1 мм) пленчатыми краями (рис. 1, *5*). Цветки обоеполые, пятичленные. Доли околоцветника 4.2—4.4 мм длины, пленчатые, ланцетные, наверху тупые с выемкой, снаружи слегка опушенные прижатыми, короткими волосками (рис. 1, *6*). Пять тычинок с линейными пыльниками 2.8 мм длины, с гнездами, до середины свободными. Пыльник снабжен ярко-желтым, иногда белым грибковидно-пузырчатым придатком 1—1.2 мм длины и 2—3 мм ширины, переходящим в ножку 0.9—1 мм длины. Тычиночная нить узколентовидная, 5 мм длины и 0.3 мм ширины (рис. 1, *7*). Пестик 5—6 мм длины. Два шиловидных, наверху расходящихся рыльца равны или несколько короче столбика (рис. 1, *8*). При плодах на двух (редко трех) листочках околоцветника образуются горизонтально отстоящие крыловидные выросты 3.5—4 мм длины пурпурового цвета. Третье крыло обычно рудиментарное (рис. 1, *9*). Плод овальный, 2.8—3 мм длины; околоплодник прозрачный, пленчатый, с остатками столбика (рис. 1, *10*). Семя 2—2.3 мм длины с вертикально расположенным по отношению к оси цветка спирально закрученным в одной плоскости зародышем (рис. 1, *11*).

Плоды созревают и опадают к концу второй декады ноября. В природных условиях и в условиях культуры при осеннем посеве первые всходы появляются в конце марта следующего года. Прорастание семян надземное. Рост спирально закрученного зародыша начинается с пробивания семенной оболочки зародышевым корешком, по мере удлинения и укоренения

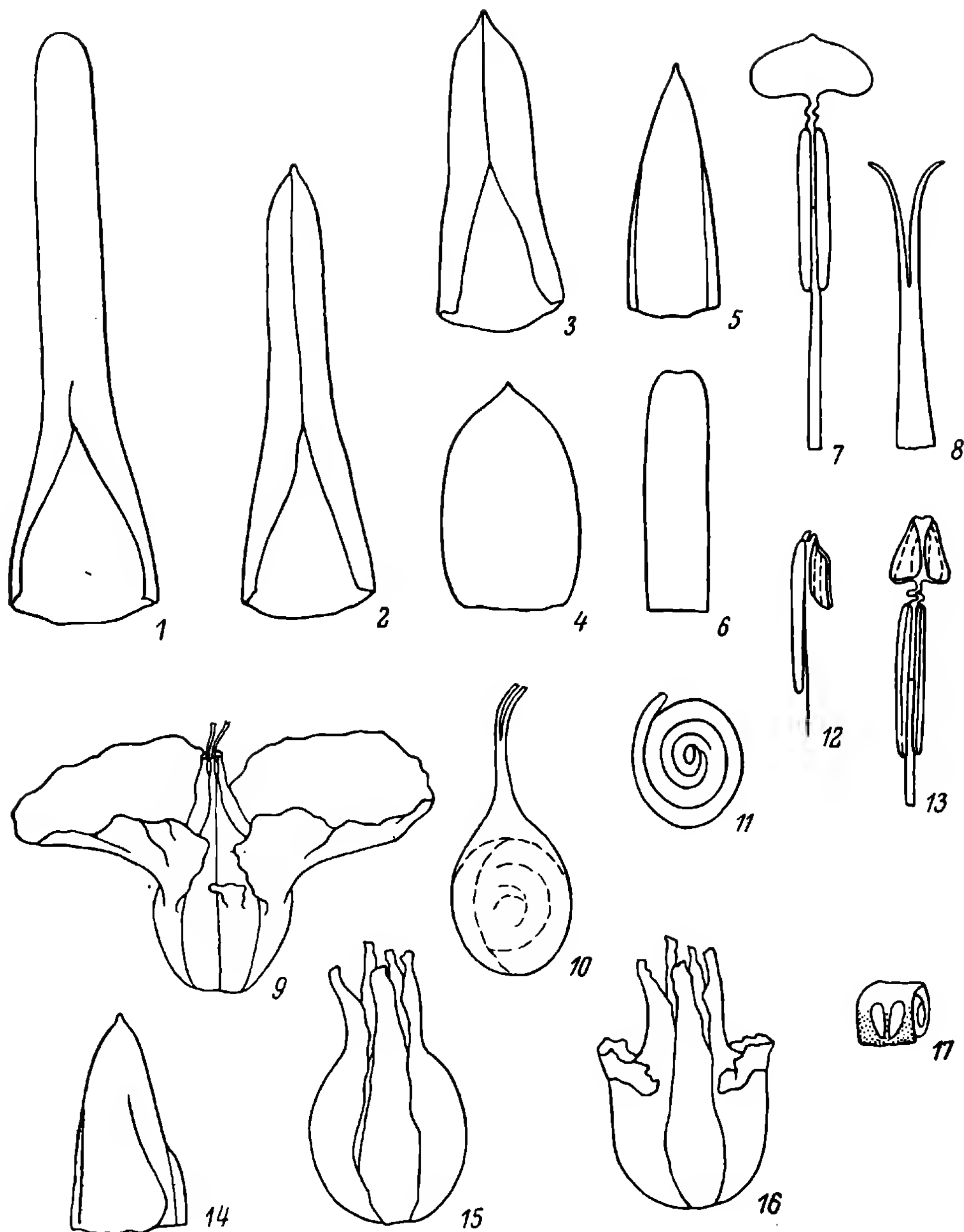


Рис. 1. Строение листьев, частей цветка и плодов *Halanthium rarifolium* в онтогенезе.

1, 2, 3 — листья; *4* — прицветный лист; *5* — прицветничек; *6* — листочек околоцветника; *7* — тычинка; *8* — пестик; *9* — плод; *10* — плод, освобожденный из листочков околоцветника; *11* — зародыш; *12, 13* — развитие тычинки в бутоне; *14* — прицветничек в период плодоношения; *15, 16* — плоды; *17* — первая пара настоящих листьев в пазухах семядолей.

которого разворачиваются и выпрямляются гипокотиль и семядоли. Семядоли буровато-зеленого цвета, 4—6 мм длины, ланцентные, слегка суккулентные. Сохраняются в течение 35—40 дней, а затем опадают. Гипокотиль красноватого цвета, через 15—20 дней после прорастания достигает своей максимальной длины (2.8—3 см). Корень растет интенсивно, в среднем удлиняясь на 0.4—0.6 см за сутки.

В пазухах семядолей развиваются первые два листа. К началу апреля их длина составляет 9—11 мм. Эпикотиль пребывает в зачаточном состоянии. В этот период в пазухах первой пары листьев закладываются побеги второго порядка в виде сильно опушенных листьев, скученных на

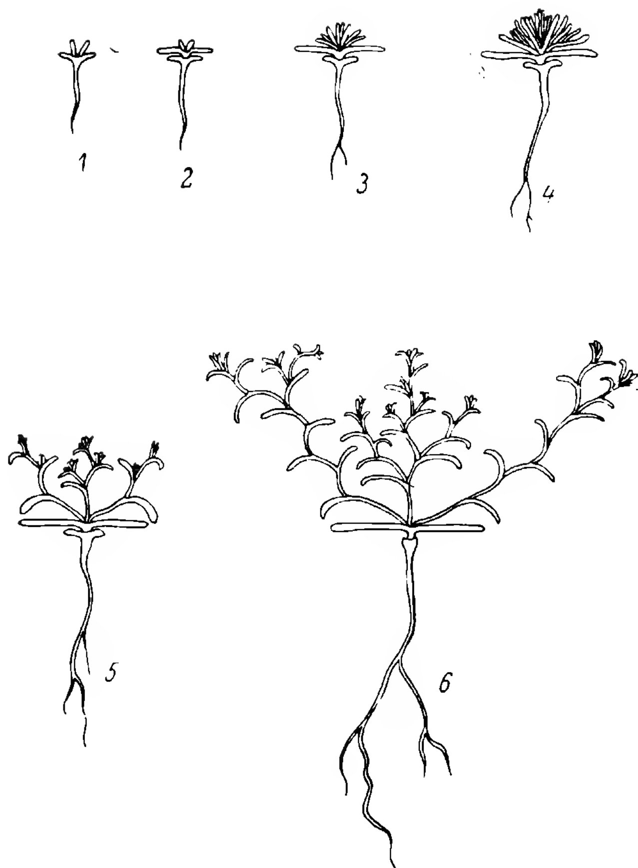


Рис. 2. Прорастание *Halanthium rarifolium.*

укороченных междоузлиях (рис. 2, *1—4*). Каждый последующий лист закладывается с интервалом в 5—6 дней. В течение 40—45 дней (до первых чисел мая) рост осей побегов первого и второго порядков замедлен, почти не происходит удлинения междоузлий, по образование новых листьев продолжается. К концу первой декады мая рост первой пары листьев, достигших 3.8—4 мм длины, приостанавливается и впоследствии они отмирают.

К середине мая, с наступлением благоприятных условий для роста и развития галантиума редколистного (относительно высокие температуры и пониженная влажность воздуха), заметно усиливается рост междоузлий и побеги вытягиваются (рис. 2, *5*). К концу мая растение достигает 15—20 см высоты. Происходит усиление процесса ветвления. В пазухах всех листьев главной оси развиваются боковые побеги, а в пазухах листьев побегов второго порядка выше пятого-седьмого узлов — побеги третьего порядка (рис. 2, *6*).

В начале июня начинается фаза бутонизации, которая длится 3—3.5 месяца. В пазухах прицветных листьев побегов второго и третьего порядков закладываются бутоны, скрытые между двумя плотно сомкнутыми прицветничками. Бутон развивается в течение 20—25 дней.

Начало цветения в среднем приурочено к третьей декаде июня, однако некоторые экземпляры начинают цвести с отклонениями на 20—25 дней позже или ранее среднего срока. Общая продолжительность цветения около трех с половиной месяцев, продолжительность массового цветения 70—80 дней. В нериод цнетения продолжаются вегетативный рост и закладывание новых бутонов.

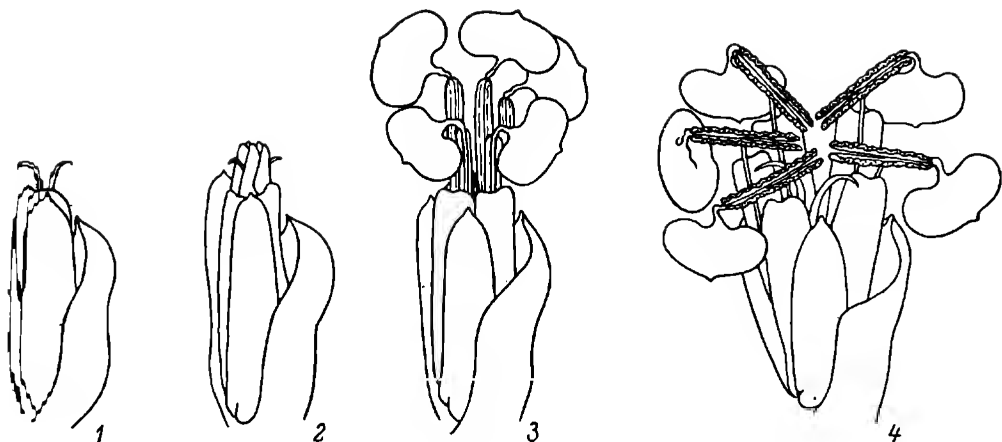


Рис. 3. Этапы раскрывания цветка *Halanthium rarifolium.*

Раскрывание бутонов происходит с интервалом в 2—3 дня. Через 6—10 дней после начала цветения на растении можно увидеть 3—4 полностью распустившихся цветка и 4—6 полураскрытых бутона.

Продолжительность цветения одного цветка составляет 80—82 ч. Цветки галантиума редколистного протогиничные. Из долей околоцветника, сомкнутых прицветничками, первыми показываются кончики зеленых рылец. Появление рылец начинается в утренние часы. В это время тычиночная нить примерно в 2 раза короче долей околоцветника, однако рост ее продолжается; пыльники дорсальной стороной прилегают к долям околоцветника и достигают их верхушек. Придаток на тычинке в это время плоскотреугольный (края придатка дважды сложены навстречу друг другу), отогнут назад и прилегает к поверхности пыльника, ножка придатка также дважды сложена (рис. 1, *12*, *13*). Выдвигание рылец происходит довольно медленно, и лишь к четырем часам следующего дня рыльца максимально выходят из долей околоцветника, отгибаются и слегка закручиваются в противоположных направлениях (рис. 3, *1*).

Далее прицветнички несколько раздвигаются. Вследствие усиленного роста тычиночных нитей происходит постепенное выдвигание придатков на пыльниках (рис. 3, *2*). К 9—10 ч утра третьего дня цветения заметно побурение рылец. Пыльники, пока еще расположенные вертикально, почти наполовину выходят из долей околоцветника. Придатки на пыльниках треугольно сложены, плоские, однако уже вертикально стоящие. К 12 ч дня придатки наполняются воздухом, становятся грибковидно-пузырчатыми, а пыльники по-прежнему выставляются наполовину (швы на пыльцевых гнездах пока обращены внутрь цветка) (рис. 3, *3*). Наполненный воздухом придаток, раскачиваясь, вытягивает пыльник и благодаря его подвижному сочленению с тычиночной нитью располагает пыльник почти горизонтально (рис. 3, *4*). Таким образом, меняется ориентация швов на гнездах, и пыльники, интрозные в бутоне, при цветении становятся экстрозными. Возможно, это один из способов предотвращения самоопыления. На воздухе пыльца подсыхает, растрескивание пыльников происходит по всей длине. Пыление приурочено к 15—16 ч, т. е. ко времени максимального выставления рылец в других цветках.

Акропетальный порядок распускания цветков галантиума редколистного и их протогиничность делают возможным опыление в пределах одного растения (гейтеногамия), а также от цветков соседних растений, так как отдельные экземпляры в популяциях галантиума растут очень близко и в период цветения побеги их соприкасаются.

Интересно, что возможна транспортировка пыльцы на далекие расстояния. Так, к 15—16 ч четвертого дня цветения пыльники с остатками пыльцы опадают. Пузыревидные придатки, являясь своего рода аэростатическим

приспособлением, способствуют переносу ветром отделившихся пыльников (Тахтаджян, 1941).

Через 20—24 ч после опадения пыльников тычиночные нити и доли околоцветника плотно примыкают к завязи, прицветнички вновь смыкаются, защищая завязь от высоких температур и сухости воздуха.

Следует отметить, что вопросы биологии цветения и опыления, а также эволюции способов опыления в сем. *Chenopodiaceae* еще не окончательно разработаны. Ряд авторов (Kirchner, 1886, 1888, 1891; Warming, 1897; Cohn, 1913; Schulz, 1914; Thomson, 1924 — цит. по: Ulbrich, 1934) считают характерным для *Chenopodiaceae* анемофилию. Немногие авторы, в их числе Фелькенс (Volkens, 1893), отводят ветру подчиненную роль, считая основным типом опыления *Chenopodiaceae* энтомофилию. Данные в пользу значительной роли насекомых в опылении цветков этого семейства приводятся в работах М. М. Ильина (1937, 1946).

Наши наблюдения над цветением галантиума редколистного позволяют говорить о сочетании ветро- и насекомоопыления у этого растения. Так, несмотря на характерные для ветроопыления длинные тычиночные нити, качающиеся пыльники, пузыревидные, наполненные воздухом придатки, обилие пыльцы и другие особенности, цветок галантиума обычно на третий день распускания посещается пчелами. Ярко-желтые или белые придатки пыльников в эту фазу цветения привлекают насекомых. В это время пыльца липкая, швы на теках обращены внутрь цветка; малейшие прикосновения к пыльникам ведут к их мгновенному растрескиванию и освобождению пыльцы для переноса пчелами.

Таким образом, *Halanthium rarifolium* является одним из тех перекрестников, в способах опыления которых сочетается анемо- и энтомофилия, что очень важно для обеспечения потомства в условиях полупустыни.

Цветение длится до конца августа—начала сентября. Параллельно с цветением начинается плодоношение. На двух наружных, твердеющих долях околоцветника, чуть выше середины развиваются крыловидные выросты, вначале бледно-желтые, позднее пурпуровые. При неблагоприятных метеорологических условиях года (кратковременная осень с ранними холодами и большим количеством осадков) крылья при плодах остаются рудиментарными или вовсе не развиваются. Прицветнички раздвигаются растущими крыльями, становятся асимметричными за счет образования в основании их ушковидного бугорка (рис. 1, *14*). Завязь яйцевидная, увеличивается в размерах. Зародыш зеленый, спиралевидно закручивается в одной плоскости (рис. 1, *11*). Развитие зародыша заканчивается на материнском растении. Он дифференцируется на зародышевый корешок, гипокотиль и семядоли, в пазухах которых уже заложена первая пара настоящих листьев (рис. 1, *17*).

Массовое плодоношение приурочено к концу сентября—началу октября. К этому времени опушение на листьях и стеблях галантиума редколистного почти полностью стирается. Растение становится ломким. В клетках коровой паренхимы стебля откладываются соли, которые к концу онтогенеза выделяются на эпидерме стебля и листьев в виде буреющих на воздухе кристаллов.

На одном растении можно увидеть плодики с крыловидными выростами различной длины (от 5—8 до 0.8—1 мм) (рис. 1, *9*, *16*) и бескрылые (рис. 1, *15*). Плодики, снабженные длинными крыльями, легко выпадают из максимально раздвинутых прицветничков и разносятся ветром. Бескрылые же плодики опадают вместе с прицветничками и прорастают в непосредственной близости от материнского растения. Опадение плодов завершается к третьей декаде ноября.

Итак, галантиум редколистный обладает довольно продолжительным для однолетнего растения жизненным циклом (8.5—9 месяцев).

При прорастании вегетативный рост замедлен, в течение 1—1.5 месяцев листья остаются прикорневыми.

Фаза бутонизации длится 3—3.5 месяца, продолжаясь параллельно с цветением и плодоношением.

Значительный интерес представляет биология цветения и опыления. Характерно перекрестное опыление при помощи ветра и насекомых.

Наблюдается явление гетерокарпии. Зародыш хлорофиллоносный. Примечательно, что еще на материнском растении в зародыше развивается первая пара настоящих листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Ильин М. М. (1937). К биологии *Anabasis aphylla* L. (Анемофилия или энтомофилия?). Сов. бот., 4, — Ильин М. М. (1946). Энтомофилия у сем. *Chenopodiaceae*, ее распространение и значение. Сов. бот., 14, 4. — Тахтаджян А. Л. (1941). Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. инст. Арм. ФАН, II. — Ulbrich E. (1934). Chenopodiaceen, in: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 16c, 2. — Volkens G. (1893). Chenopodiaceen, in: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 1.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 30 III 1978 г.

УДК 005 : 576.16 : 582.998

Д. И. Гочу

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СОВЕТСКОГО СОЮЗА ВИД *SERRATULA CAPUT-NAJAE* ZAHAR. (*ASTERACEAE*)

D. I. GOCHU. NEW SPECIES FOR THE FLORA OF SOVIET UNION — *SERRATULA CAPUT-NAJAE* ZAHAR. (*ASTERACEAE*)

Приводится новый для флоры Советского Союза вид — *Serratula caput-najae* Zahar. Дано описание вида, составленное в основном по К. А. Захариади.

Во время экспедиции летом 1973 г. на сырой лесной поляне близ ручья в 1.5—2 км западнее с. Батыр Чимишлийского р-на (Молд. ССР) нами были собраны гербарные образцы *Serratula caput-najae*. Это — пока единственное известное местонахождение данного вида на территории Молдавии и СССР в целом.

Serratula caput-najae была описана К. А. Захариади в 1946 г. из Румынии. По данным «Флоры Румынии» («Flora RPR», IX : 779), этот вид считается эндемом Румынии, где встречается на влажных почвах лугов и полян в уездах Галац, Яссы и Прахова.

Ниже приводим описание вида, составленное в основном по К. А. Захариади.

Serratula caput-najae Zahar., 1946, Bull. Sect. Sci. Acad. Roum. XXVIII : 310, 318; Nyárády, 1964, Flora Republicii Populare Romîne, IX : 779.

Корневище горизонтальное, узловатое, черно-серое, с многочисленными волокнистыми корнями, у корневой шейки с остатками прошлогодних черешков. Стебель прямостоячий, 40—100 см выс., стройный, прутьевидный, гранистый, вполне развитый, голый, по направлению кверху постепенно менее олиственный, в верхней части безлистный, с одним или редко двумя цветоносами. Прикорневые листья почти кожистые, эллиптические или продолговато-эллиптические, длинночерешчатые, заостренные, у основания суженные, переходящие в черешок, от редко до часто зубчатых или зубчатые, гладкие, но по краям очень коротко реснитчатые; во время цветения обычно отсутствуют. Стеблевые листья варьируют: нижние сходны с прикорневыми, средние — продолговатые и коротко-черешчатые, ланцетные или ланцетно-эллиптические, к основанию зазубренные или более или менее перисторасчлененные; верхние — узколанцетные, сидячие, глубоко перистораздельные, с долями и зубчиками,

заканчивающимися продолговатым или серповидным остроконечием; самые верхние — линейные, цельные. Корзинка округлая, 17—18 мм в диам., вместе с цветками 30—35 мм дл. Листочки обертки кожистые, многорядные, гладкие, зеленые, на верхушке с широким остроконечием и желтой перепонкой — яйцевидной, яйцевидно-треугольной или округлой; остроконечие складчатое, волнистое, несколько отклоненное, у наружных листочков маленькое, у последующих постепенно более широкое; внутренние листочки ланцетные, несколько удлиненные, 6—11 мм дл. и 2—4 мм шир. Цветки розовые, около 25 мм дл.; венчик глубокораздельный, с линейными долями и очень тонкой трубкой, более или менее равной по длине пластинке. Семянки гладкие, темно-бурые, 4.5—5 мм дл., несколько сжатые. Хохолок состоит из простых, зубчатых, неодинаковых по размеру щетинок (V) VI.

Во «Флоре Европы» («Flora Europaea») Кеннон и Маршалл (Cannon, Marshall, 1976) считали *Serratula caput-najae* в качестве синонима *S. bulgarica* Acht. et Stoj., описанной в 1932 г. Однако, судя по описанию, виды заметно отличаются друг от друга. А. Г. Борисова (1963 : 279) считает, что *S. caput-najae* близок не к *S. bulgarica*, а к *S. hetorophylla*, ныне относимой (кроме типа) к *S. lycopifolia* (Vill.) A. Kerner. Вопрос, связанный с номенклатурой вида, описанного К. А. Захариади, еще требует специального изучения и окончательно может быть решен лишь после кропотливого исследования значительного типового материала. Пока же ясно одно: на территории Молдавии обнаружен новый для СССР вид рода *Serratula*.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. (1963). Серпуха — *Serratula* L. «Флора СССР», XXVIII. — Cannon J. F. M., J. B. Marshall. (1976). *Serratula* L. In: Flora Europaea, 4. — Nyárády E. J. (1964). *Serratula* L. In: Flora Republicii Populare Romîne, 9.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 24 VII 1978.

УДК 58.01/.02 (26?.5)

Г. Г. Айба, Н. В. Ловелиус, Г. А. Фирсов

К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ПРИЧИН ГИБЕЛИ *CEDRUS DEODARA* LAWS. *(PINACEAE)* НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КАВКАЗА

G. G. AIBA, N. V. LOVELIUS, G. A. FIRSOV. TO THE DETERMINATION OF CAUSES OF PERISHMENT OF *CEDRUS DEODARA* LAWS. (*PINACEAE*) ON THE CAUCASIAN BLACK SEA COAST

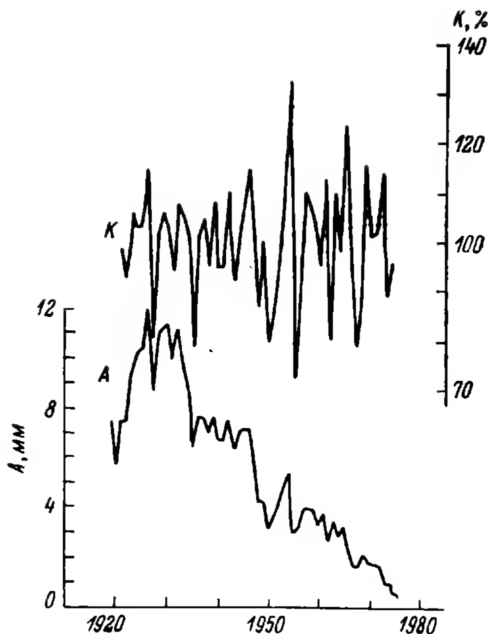
По данным о приросте лиственницы даурской из бассейна Подкаменной Тунгуски и кедра гималайского из Сухумского ботанического сада высказывается предположение о гибели последнего за счет ухудшения лесорастительных условий в период отрицательного экстремума векового ритма изменения среды.

На территории СССР кедр гималайский интродуцирован на Черноморском побережье Кавказа, в Южном Крыму, Южном и Восточном Закавказье и южной части Средней Азии.

Из четырех видов кедров наиболее распространен кедр гималайский *Cedrus deodara* Laws. Он очень декоративен, дает много интересных для озеленения парков и садов форм, устойчив к неблагоприятным факторам среды. Родиной кедра гималайского являются горы Афганистана и северо-западные Гималаи, где он растет на высотах 1100—3600 м над ур. м. и достигает в диаметре (на высоте груди) 3 м и высоты 60 м. Кедр гималай-

Рис. 1. Дендрограмма *Cedrus deodara* Laws. из Сухумского ботанического сада.

А — абсолютные значения прироста, полученные на трех спилах; *К* — индексы прироста годичных колец, рассчитанные от 5-летней средней скользящей нормы.
Здесь и на рис. 2 *по оси абсцисс* — годы.



ский является термомезофильным растением муссонного климата, для которого характерны влажное теплое лето и сухая мягкая зима (Арутюнян, 1974).

В последнее время наметились резкое ухудшение состояния кедров и их гибель на Черноморском побережье Кавказа. Но пока причины гибели неизвестны. Для определения изменения прироста и состояния кедров в Сухумском ботаническом саду был спилен один из погибающих кедров, возраст которого по определению на высоте 3 м равен 57 годам, истинный возраст определить было невозможно из-за разрушения сердцевины. Предельный возраст по расчетам на основании трех спилов на разных уровнях не превышает 70 лет.

Прирост годичных колец изучали на основании измерений по трем спилам и трем радиусам на каждом с помощью штангенциркуля с точностью 0.25 мм. После проведения измерений данные по каждому спилу усреднялись, в результате была получена сводная серия годичных колец с 1919 по 1976 гг., которая приведена в таблице (всего выполнено 441 измерение, данные приведены в миллиметрах).

Для анализа изменчивости прироста годичных колец в отклонениях от 5-летней средней скользящей нормы рассчитаны индексы, позволяющие оценить погодичную изменчивость, исключив многолетние тенденции.

На материале абсолютных значений сводной серии годичных колец построена дендрограмма (рис. 1, *А*), где на фоне многолетних тенденций хорошо прослеживаются погодичные колебания прироста. Наилучшим образом они показаны на второй дендрограмме в индексах (рис. 1, *К*). В абсолютных значениях диапазон изменения прироста равен 11.43 мм (от 0.62 до 12.05 мм), в отклонениях от 5-летней средней скользящей нормы — 59.7% (от 72.9 до 132.6%). На рис. 1 видно, что за анализируемый отрезок времени плохие условия произрастания неоднократно повторялись, но они вскоре менялись в сторону улучшения, не оказывая пагубного влияния на состояние дерева. Это дает основание заключить, что кедр способен переносить существенные изменения условий произрастания, если они имеют краткосрочный характер. И вместе с тем в процессе роста модельного дерева, начиная с 1930 г., наметилась тенденция снижения ширины годичных колец. Подобное явление было отмечено многократно на материалах по приросту древесных растений верхней и северной границ леса (Ловелиус, 1970, 1972, 1975, 1976а, 1976б, и др.). Короткий ряд серии годичных колец кедра гималайского (см. таблицу) не дает возможности рассмотреть ритмичность прироста за более продолжительный срок, и нам представилось целесообразным сравнить его с приростом лиственницы даурской из бассейна Подкаменной Тунгуски. Данные по приросту годичных колец лиственницы получены на основании усреднения измерений по 15 модельным деревьям, собранных Н. В. Ловелиусом в районе падения Тунгусского метеорита в 1975 г. (рис. 2).

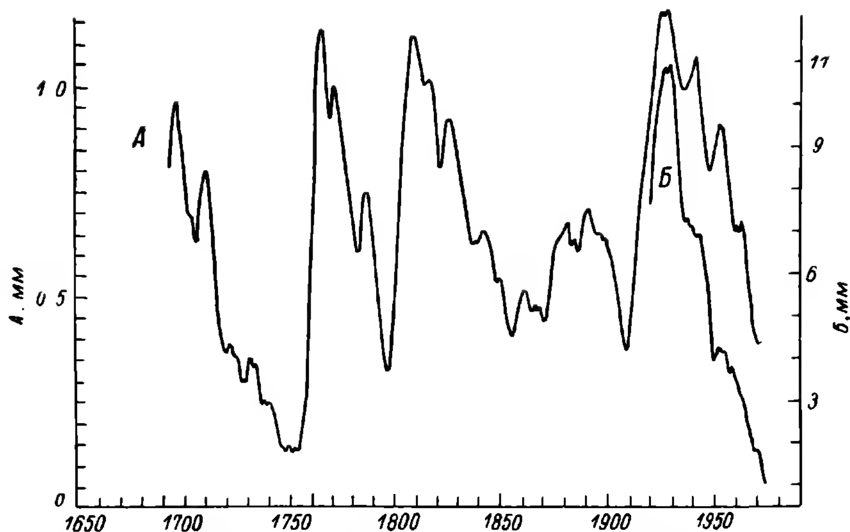


Рис. 2. Дендрограммы *Larix dahurica* Turcz. et Trautv. (*А*) из бассейна Подкаменной Тунгуски и *Cedrus deodara* Laws. (*Б*) из Сухумского ботанического сада.

А — дендрограмма *Larix dahurica*, построенная на основании измерений по 15 модельным деревьям: данные подвергнуты 5-летнему скользящему сглаживанию; *Б* — данные сводной серии (см. таблицу) сглажены по 5-летней скользящей.

Дендрограммы кедра и лиственницы, приведенные на рис. 2, позволяют оценить согласованный ход кривых прироста двух пород деревьев, расстояние между которыми превышает 4000 км. На основании данных по лиственнице мы можем выделить даты положительных и отрицательных экстремумов внутривекового и векового ритмов изменения лесорастительных условий. Положительный экстремум 1930-х годов обе породы фиксируют с поразительной точностью, а вот совпадение отрицательных экстремумов векового и внутривекового ритмов в 1970-х годах для кедра явилось губительным. Вероятно, запас адаптационных возможностей кедра гималайского в фазах наиболее глубоких отрицательных экстремумов вековых колебаний природных условий надклиматического типа недостаточен, что и приводит к ухудшению его состояния и гибели. Это предположение с определенным приближением может быть распространено не только на интродуценты, но и на нормальные древостои, гибель которых и аналогичные экстремумы ухудшения условий вызывается даже незначительными антропогенными воздействиями в районах промышленных комплексов (Лайранд и др., 1976, 1978). Кроме того, можно высказать соображение относительно возможной гибели древесных растений во время совпадения экстремумов ухудшения природных условий многовекового,

Величина прироста годичных колец кедра гималайского

Годы в десятилетиях	Десятилетия						
	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970
0	—	5.83	11.39	6.67	3.12	3.34	1.92
1	—	7.48	10.04	6.70	3.57	3.83	1.78
2	—	7.50	11.20	7.52	4.15	2.59	1.71
3	—	9.53	9.81	6.35	4.97	3.51	1.07
4	—	10.17	9.01	6.95	5.44	2.86	0.96
5	—	10.37	6.37	7.13	2.99	3.34	0.64
6	—	12.05	7.66	7.18	3.17	2.17	0.62
7	—	8.55	7.64	5.66	4.01	1.73	—
8	—	11.08	6.96	4.27	4.01	1.67	—
9	7.50	11.19	7.71	4.21	3.95	2.21	—

векового и внутривекового ритмов, приводящих к глобальным изменениям среды и способных вызвать значительные изменения в ареалах отдельных пород деревьев. В случае наиболее значительных преобразований, охватывающих всю планету и обусловленных космическими причинами, возможны полные замещения растительности (Голенкин, 1927; Кювье, 1937; Личков, 1952, 1965, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Арутюнян Л. В. (1974). Кедр гималайский в Армении. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 94. — Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование. — Кювье Ж. (1937). Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. Л. — Личков Б. Л. (1952). Энергетика Земли и происхождение тектонических явлений. В сб. Львовск. геологич. общ., 1. — Личков Б. Л. (1965). К основам современной теории Земли. — Лайранд Н. И., Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский. (1976). Аномальные приросты дуба скального в районе Новороссийска. В кн.: Ритмика природных явлений. Л. — Лайранд Н. И., Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский. (1978). Влияние пылевых выбросов цементных заводов на прирост дуба. Бот. журн., 63, 5. — Ловелиус Н. В. (1970). Колебания прироста годичных колец хвойных в горных районах СССР. Автореф. канд. дис. Л. — Ловелиус Н. В. (1972). Ритмическая изменчивость прироста хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР. В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас. — Ловелиус Н. В. (1975). Оценка динамики сезонного прироста лиственницы Гмелина в лесном массиве Ары-Мас (Таймыр, 72°30′ с. ш.), Бот. ж., 60, 10. — Ловелиус Н. В. (1976а). Изменения прироста деревьев в бассейнах основных рек СССР. В кн.: Ритмика природных явлений. Л. — Ловелиус Н. В. (1976б). Дендроиндикация изменений среды на северной и вертикальной границах леса. В кн.: Биологические проблемы Севера. Лесоведение и лесоводство. (Тез. докл.). Петрозаводск.

Сухумский ботанический сад АН ГрузССР, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 VII 1978.

УДК 576.312.37 : 582.675

Л. Н. Шрагер, Л. А. Малахова

АНАЛИЗ КАРИОТИПОВ ДВУХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE*

L. N. SHRAGER, L. A. MALAKHOVA. ANALYSIS OF KARYOTYPES OF TWO SPECIES OF THE FAMILY *RANUNCULACEAE*

Дана подробная характеристика кариотипов двух представителей семейства *Ranunculaceae* — *Callianthemum isopyroides* и *Atragene sibirica*. Число и морфология хромосом *C. isopyroides* приводится впервые. Показана специфичность кариотипа *A. sibirica* из Томской обл., выражающаяся в меньшем размере хромосом и в наличии спутников.

В настоящем сообщении приводятся число и морфология хромосом двух представителей семейства *Ranunculaceae*: *Callianthemum isopyroides* (DC.) Witas. и *Atragene sibirica* L.

Для кариологического анализа использовали молодые корешки *C. isopyroides* и точки роста стебля *A. sibirica*, взятые у вегетирующих растений в июле 1974—1976 гг. Каждый сбор сопровождался гербаризацией. Гербарные образцы определены и хранятся в лаборатории цитологии и генетики НИИ биологии и биофизики в гербарии Томского государственного университета. Корешки и точки роста фиксировали спиртоуксусной смесью (3 : 1) с предварительной обработкой 0.1% раствором колхицина в течение 3 ч для корешков и 4 ч для точек роста. Исследования проводили на давленых препаратах, окрашенных ацетогематоксилином.

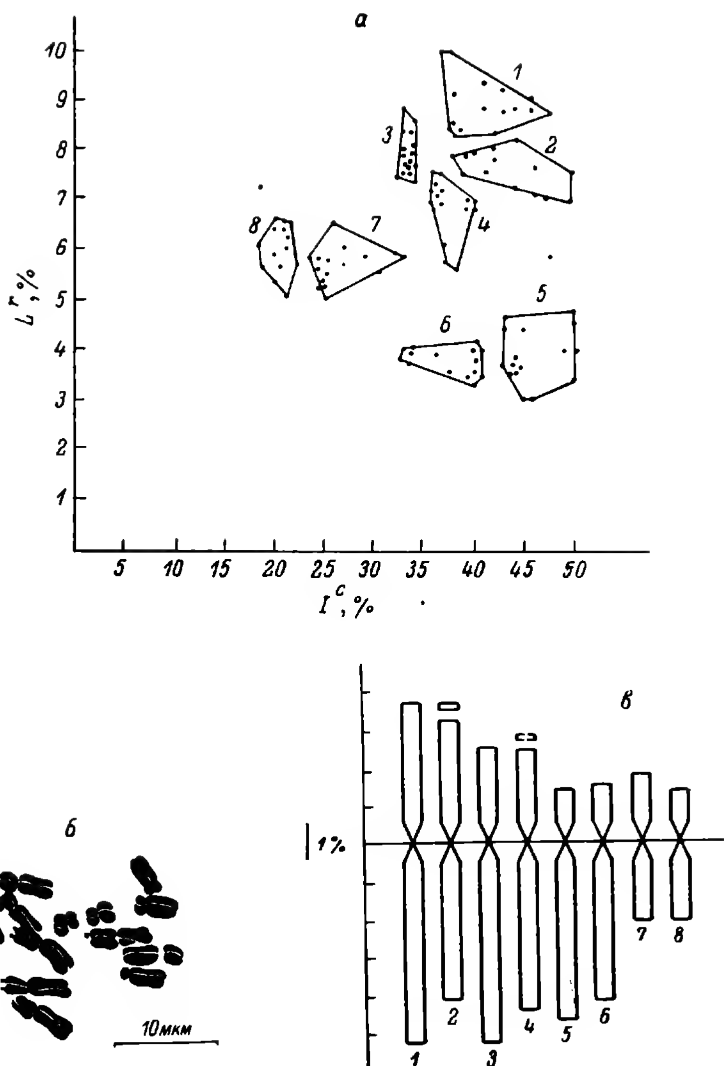


Рис. 1.

а — поликариограмма *Callianthemum isopyroides* (*по оси абсцисс* — центромерный индекс, *по оси ординат* — относительная длина хромосом); *б* — метафазная пластинка *C. isopyroides*, 2n=16; *в* — идиограмма *C. isopyroides* (*по оси ординат* — относительная длина хромосом, *1—8* — номера пар хромосом).

Хромосомы измеряли на рисунках, сделанных при помощи рисовального аппарата. Для каждой хромосомы определяли абсолютную длину L^a, относительную длину L^r и центромерный индекс I^c. Хромосомы индентифицировали, придерживаясь классификации Левана (Levan et al., 1964). Для анализа кариотипов был применен метод поликариограмм (Павулсоне и др., 1970). Подбор метафазных пластинок для поликариограмм проводили по суммарной длине диплоидного набора.

Из 18 видов *Callianthemum* (Index Kewensis, 1895—1969) числа хромосом определены только для 7 видов (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Из произрастающих на территории Советского Союза кариологически определен только один вид: *C. sajanense* (Малахова, 1971). Для изученного нами *C. isopyroides* число и морфология хромосом приводятся впервые. По нашим данным, соматическое число хромосом у *C. isopyroides* равно 16. Вид является эндемичным для Восточной Сибири, где он произрастает на альпийских лужайках высокогорья (Овчинников, 1941). Нами исследованы две популяции *C. isopyroides*: из Читинской обл.

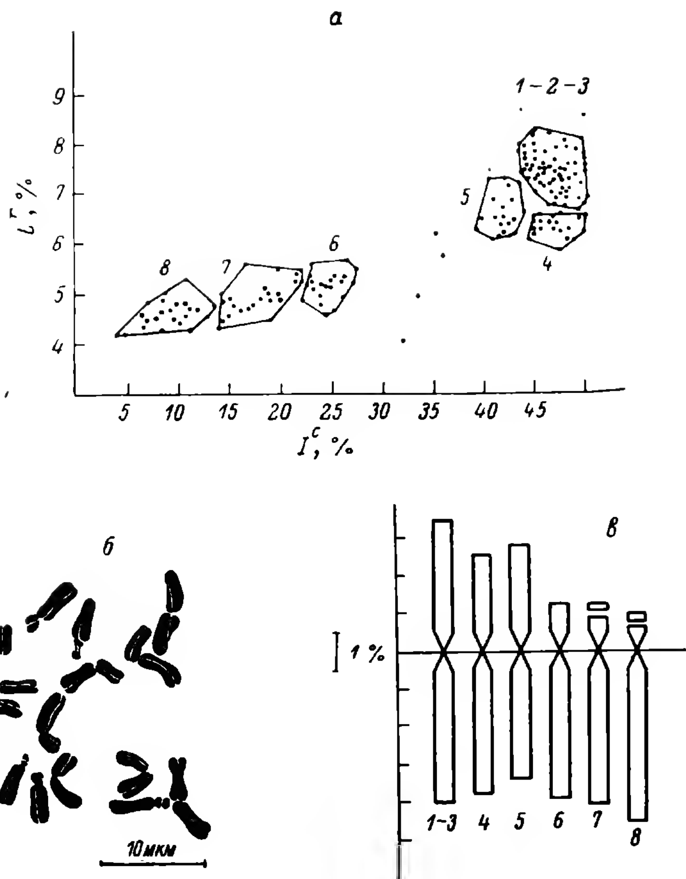


Рис. 2.

а — поликариограмма *Atragene sibirica* (обозначения те же, что на рис. 1); *б* — метафазная пластинка *A. sibirica*, 2n=16; *в* — идиограмма *A. sibirica* (обозначения те же, что и на рис. 1).

(у истоков реки Чикой, высота 2100—2200 м над ур. м., на альпийском лугу) и Бурятской АССР (окр. с. Аршан, высота 2100 м над ур. м.). Просмотр материала показал, что обе изученные популяции не различаются по числу и морфологии хромосом.

Хромосомы *C. isopyroides* разнообразны по размерам и хорошо идентифицируются на поликариограмме, разделяясь по каждой паре гомологов (рис. 1, *а*). Все хромосомы относятся к группе субметацентриков, исключая VIII пару. I пара хромосом самая большая: L^r=9.2%, I^c=42%; II пара: L^r=7.5%, I^c=43%, всегда несет небольшой спутник; III пара хромосом имеет L^r=8.0%, I^c=34%; IV пара хромосом (L^r=7.0%, I^c=37%) также иногда несет спутник, но проявляется он не всегда; V пара — самые маленькие хромосомы в кариотипе — также относится к группе субметацентриков (L^r=3.5%, I^c=39%); VI пара: L^r=3.8%, I^c=37%. VII и VIII пары хромосом примерно одинаковые по длине (L^r=6.0%), но отличаются по центромерному индексу: у VII пары I^c=26%, у VIII = 21%, это единственная пара субакроцентриков в кариотипе (рис. 1, *б*, *в*). Таким образом, кариотип *C. isopyroides* обладает довольно крупными, хорошо идентифицируемыми хромосомами и удобен для изучения. К сожалению, мы не можем сравнить кариотип данного вида с кариотипами других видов *Callianthemum*, так как морфология хромосом этого интересного рода совершенно не изучена.

Из произрастающих в Советском Союзе трех видов *Atragene* два (*A. macropetala* и *A. ochotensis*) приурочены к Восточной Сибири и Дальнему Востоку. Третий вид *A. sibirica* распространен наиболее широко и занимает территорию Западной и Восточной Сибири и Среднюю Азию (Крашенин-

ников, 1937). По данным литературы, числа хромосом известны для *A. ochotensis* (Соколовская, 1960) и *A. sibirica* (Ростовцева, 1976), в обоих случаях 2n=16.

В наших исследованиях образцы *A. sibirica*, взятые из окрестностей пос. Каштак (Томская обл.), подтвердили ранее определенное число хромосом, равное 16. Хромосомы *A. sibirica* довльно крупные и морфологически четко дифференцируются (рис. 2, *б*, *в*). На поликариограмме хромосомы распределяются на 6 групп, из которых 5 соответствуют пяти парам хромосом (рис. 2, *а*). I, II и III пары крупных метацентриков образуют единое облако неидентифицируемых хромосом (L^r=7.5%, I^c=46%); IV пара также метацентрики (L^r=6.5%, I^c=47%); V пара (L^r=6.4%, I^c=42%) и VI пара (L^r=5.2%, I^c=25%) — субметацентрики; VII пара хромосом субакроцентрики (L^r=4.9%, I^c=18%), которые в 50% случаев несут небольшой спутник. И, наконец, VIII пара — хорошо индентифицируемые акроцентрики (L^r=4.7%, I^c=9.0%), всегда с крупными спутниками на коротком плече хромосомы. Таким образом, по нашим данным, в кариотипе *A. sibirica* имеются две пары спутничных хромосом, в то время как, согласно Т. С. Ростовцевой, у растений из Тувы спутничные хромосомы не обнаружены вовсе. Различаются нариотипы и по размерам хромосом: у растений из Томской обл. ни одна хромосома не превышает 9 мкм, а у растений из Тувинской АССР длина самой крупной хромосомы равна 13 мкм. Такая разница в длине хромосом может быть связана с различными методами предфиксационной обработки материала, тогда как наличие спутничных хромосом у растений из Томской обл. указывает на некоторое отличие кариотипа *A. sibirica* данной популяции.

Авторы благодарят В. И. Курбатского за сбор материала по виду *C. isopyroides*.

ЛИТЕРАТУРА

Крашенинников И. М. (1937). Флора СССР, VII. — Малахова Л. А. (1971). Число хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Овчинников П. Н. (1941). Флора Забайкалья. 4. — Павулсоне С. А., А. Б. Иорданский, В. М. Гиндилис. (1970). Сравнительный морфометрический анализ хромосом *Allium cepa* L. и *A. fistulosum* L. Генетика, 6, 2. — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. Бот. ж., 61, 8. — Соколовская А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Index Kewensis. (1895—1969). — Levan A., K. Fredga, A. A. Sandberg. (1964). Nomenclature for centromeric positio on chromosomes. Hereditas, 52.

Томский государственный университет. Получено 12 VI 1978.

УДК 581.4 : 582.886

Л. Е. Водолазский

О РАЗНООБРАЗИИ ПРИДАТОЧНЫХ ПОЧЕК И ПОБЕГОВ У КОРНЕОТПРЫСКОВОГО ТРАВЯНИСТОГО МНОГОЛЕТНИКА *CHAMAENERION ANGUSTIFOLIUM* (L.) SCOP. (*ONAGRACEAE*)

L. E. VODOLAZSKY. ABOUT VARIETY OF ADVENTIVE BUDS AND SHOOTS WITH THE ROOTOFFSPRING OF HERBACEOUS PERENNIAL *CHAMAENERION ANGUSTIFOLIUM* (L.) SCOP. (*ONAGRACEAE*)

Побеги в куртине *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. различаются по строению, времени начала роста и по фазе, в которой они находятся к концу вегетации растения. Это связано с тем, что придаточные почки, из которых развиваются побеги, неодинаковы между собой. Придаточные почки отличаются размерами, сложением,

анатомическим строением, сроками заложения и формирования, характером отмирания. Различия в строении придаточных почек связаны с анатомическим строением корня, на котором они образуются, возрастом корня и глубиной его залегания в почве, а также временем заложения почек в течение вегетационного периода.

Разнообразие в строении побегов обычно для многих травянистых многолетников. Оно, в частности, хорошо выражено у *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., для которого характерно обильное образование корневых отпрысков. Корневые отпрыски расположены группами или по одному на длинных горизонтальных и дуговидно изогнутых скелетных придаточных корнях, находящихся на различной глубине в почве (рис. 1). Это позволяет характеризовать форму роста *Ch. angustifolium* как куртину, которая, согласно И. Г. Серебрякову (1962), состоит из парциальных кустов и побегов, соединенных подземными ризомами. Подземная часть куртины *Ch. angustifolium* составлена разновозрастными придаточными и боковыми корнями разной морфо-функциональной специализации и многолетними основаниями побегов. Куртина может занимать площадь в несколько десятков квадратных метров; в ней насчитывается до 200 побегов на 1 м².

Побеги внешне различаются по высоте, степени олиственности, размерам листьев, соотношению листьев низовой, срединной и верховой формаций, ветвлению и находятся в разных фазах развития (некоторые из побегов остаются в вегетативном состоянии в течение всего вегетационного периода). Высота побегов в куртине колеблется от 4 до 250 см, количество листьев на побеге — от 20 до 300, длина соцветия — от 10 до 50 см. Побеги различаются и по анатомическому строению. Различия в основном выражаются в разной степени развития внутренней флоэмы, неодинаковом количественном соотношении элементов древесины, расположении сосудов и степени развития перидермы. Анатомические различия более выражены в подземной части побегов. Так, первичная ксилема у некоторых побегов в подземной части отсутствует. Это связано с тем, что вторичный рост у таких побегов начинается до завершения дифференциации сосудов первичной ксилемы. При этом сосуды первичной ксилемы облитерируются. У ряда побегов строение подземной части напоминает вторичное строение скелетного придаточного корня. У разных побегов в разной мере выражены и структурные изменения, в частности разрушение тканей, превращение первичной флоэмы в механическую ткань.

Чтобы понять причины различий в строении побегов, следует обратиться к анализу строения придаточных почек, из которых они развиваются. Наше исследование и данные других авторов показывают, что придаточные почки *Ch. angustifolium* могут возникать в феллогене и непосредственных его производных (Emery, 1955) или же в камбии радиальных лучей, а в одногодичных корнях — и в перицикле (Кондратьева-Мельвиль, 1957); почки часто образуются рядом с отмершими боковыми и придаточными корнями (Beijerink, 1887; Pristley, Swingle, 1929; Кондратьева-Мельвиль, 1957), а также рядом с любым другим очагом отмирания, вызванным повреждением или являющимся следствием партикуляции. В последнем случае придаточные почки могут возникать в паренхиме вторичной ксилемы.

Способ и место заложения придаточной почки предопределяют дальнейшее ее развитие. Сформированные почки отличаются по размерам — длина почек колеблется от 1 мм до 2 см, по сложению — одни почки хорошо развиты и имеют почечные чешуи, другие недоразвиты (почечные чешуи у них не развиваются) — и по количеству листьев, которое варьирует от 8 до 100 (рис. 2, a—a_2).

Максимальная величина недоразвитых почек всего 3 мм. У этих почек почечные чешуи не развиваются с момента заложения почки и остаются в виде валиков. Однако в таком состоянии почки существуют непродолжительное время. На ранних стадиях развития почки в паренхиме вторичной флоэмы образуется перидерма, а наружные ткани отмирают и

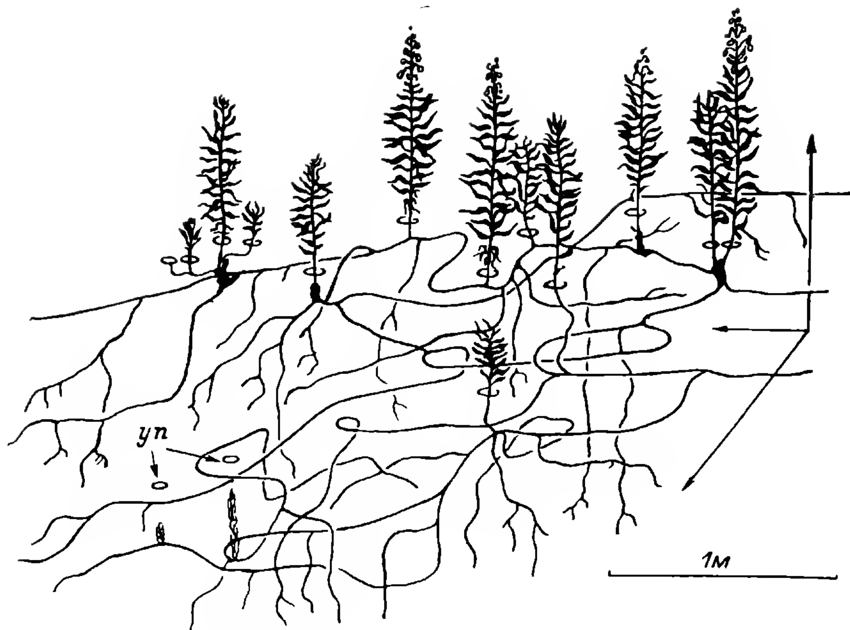


Рис. 1. Многолетняя куртина *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (вид в стереометрической проекции).

уп — уровень почвы.

слущиваются (рис. 2, $а_2$, $б_1$). Зачатки листьев, чаще в количестве десяти, расположены на разросшейся оси почки. Развитие первых листьев завершается еще в почке, но увеличения их размеров почти не происходит. Клетки листьев заполняются рафидами, а оболочки клеток утолщаются. Такие листья выполняют защитную функцию, поскольку почечные чешуи не развиваются. Недоразвитые почки образуются в основном в конце вегетационного периода, при повреждении корней и в результате отмирания тканей корня, связанного с партикуляцией. Эти почки закладываются в паренхиме вторичной флоэмы, камбии, а также в ребрах партикул.

Более разнообразны по строению развитые почки. Их размеры и количество листовых органов значительно варьируют. Среди этих почек встречаются и очень мелкие, до 5 мм длиной. Они образуются в течение всего вегетационного периода при повреждении корней в каллусе, в камбии узких радиальных лучей, на старых и тонких молодых придаточных корнях. Эти почки содержат всего до 4 почечных чешуй и до 8 листовых зачатков; диаметр их конуса нарастания составляет лишь около 0.1 мм. У некоторых из этих почек в пазухах почечных чешуй расположены зачатки пазушных почек второго порядка, но они представлены только меристемой конуса нарастания. Иногда через некоторое время после завершения формирования почки происходят образование перидермы в паренхиме вторичной флоэмы и отмирание почечных чешуй, и тогда они становятся похожими на недоразвитые почки.

Наиболее крупные почки достигают длины 2 см, содержат до 20 почечных чешуй и до 70—100 листовых зачатков, а диаметр их конуса нарастания составляет около 1.5 мм. Большинство из них имеет пазушные почки второго порядка с 4—6 зачаточными листьями. Эти почки в основном камбиального происхождения и образуются в приповерхностных слоях почвы в начале вегетационного периода на толстых, но не старых придаточных корнях. Очаги меристемы, из которых формируются эти почки, возникают против широких радиальных лучей.

Различия придаточных почек по числу почечных чешуй и листовых зачатков в значительной степени связаны и с состоянием растения в пе-

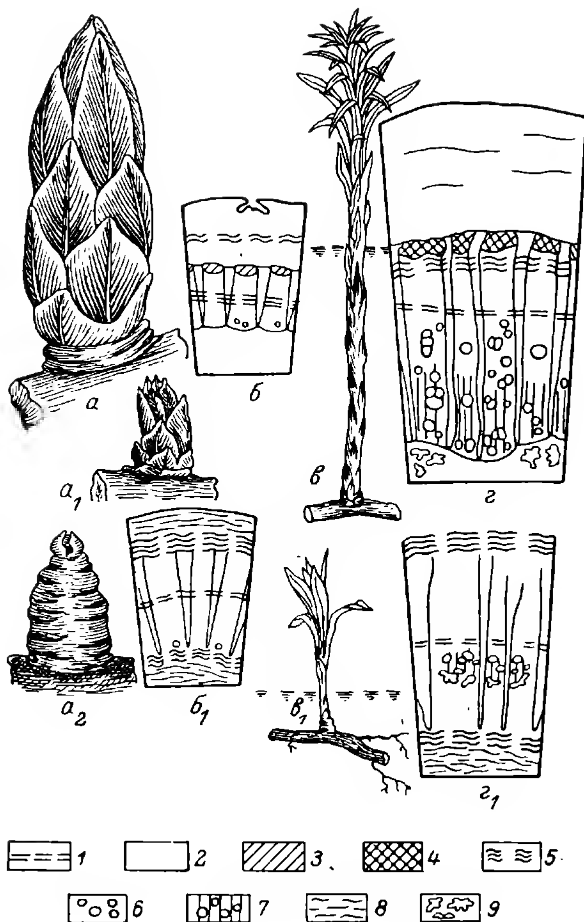


Рис. 2. Строение придаточных почек и побегов на корнях *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.

а, $а_1$ — внешний вид развитых почек (М. 3 : 1); *б* — поперечный срез через основание почки, *в* — корневой отпрыск, образующийся из развитой почки, *г* — поперечный срез через основание побега; $а_2$ — внешний вид недоразвитой почки (М. 8 : 1); $б_1$ — поперечный срез через основание почки; $в_1$ — корневой отпрыск, образовавшийся из недоразвитой почки; $г_1$ — поперечный срез через основание побега.

1 — камбий, *2* — флоэма и древесинная паренхима, *3* — неодревесневшая механическая ткань (видоизмененная первичная флоэма), *4* — одревесневшая механическая ткань (видоизмененная первичная флоэма), *5* — перидерма, *6* — вторичная ксилема с неодревесневшей паренхимой, *7* — вторичная ксилема с одревесневшей паренхимой, *8* — разрушающиеся ткани, *9* — внутренняя и включенная флоэма.

риод формирования почки. Во время массового весеннего роста побегов и корней наблюдается образование в течение длительного времени почечных чешуй. Кроме того, значение имеет и размер очага меристемы, из которого возникает почка. У почек, возникших из небольшого очага меристемы, будет небольшое число почечных чешуй и листовых зачатков. Мелкие почки образуются и тогда, когда они во множестве расположены близко друг от друга.

Интересно отметить, что вторичный рост в оси недоразвитых почек более активный, чем в развитых почках, и число элементов по ширине ксилемы и флоэмы в них примерно в 5 раз больше, при этом в основном отделяются клетки паренхимы (рис. 2, *б*, $б_1$). В подземной части корневых отпрысков, вырастающих из недоразвитых почек, вторичная ксилема по характеру расположения сосудов и обилию паренхимы напоминает вторичную ксилему корня. Такое же строение подземной части будут иметь и корневые отпрыски, образующиеся из развитых почек, но рост которых начался до завершения формирования почечных чешуй.

У этих побегов подземная часть имеет лишь одно первое междоузлие. так как придаточные почки, из которых развиваются побеги, закладываются на небольшой глубине. В подземной части корневых отпрысков, вырастающих из развитых почек, характер вторичной ксилемы иной и напоминает вторичную ксилему надземной части. Это связано с наличием большого количества листьев в почке.

Рост почек н побег начинается в массе в апреле-мае н продолжается в течение всего вегетационного периода. Обычно побеги образуются из почек спустя год после их заложения, но могут образовываться и из почек, заложившихся в течение данного вегетационного периода, а в некоторых случаях из почек, заложившихся на 2—3 года раньше. Побеги выходят на поверхность спустя одну-две недели после начала роста или на следующий год, если почка трогается в рост осенью. Побеги же, вырастающие из недоразвитых почек, растут медленнее и могут находиться в почве до 5 лет. Прирост в длину у таких побегов составляет всего около 3 мм в год. В нижней части подземных побегов образуются придаточные корни и почки, которые в свою очередь трогаются в рост. По выходе на поверхность эти побеги, как правило, остаются мелкими и редко цветут.

Характер развития побегов, образующихся из придаточных почек, развитых в разной степени, заметно различается. У побегов, растущих ранней весной из слабо сформированных почек, по выходе их на поверхность сразу начинается быстрый рост листьев срединной формации и образуется подобие розетки. В дальнейшем наблюдаются медленный рост побегов и образование небольшого числа новых листьев срединной формации. Примерно через неделю-две эти побеги достигают своих окончательных размеров: длина их 4 см, диаметр 0.2 мм, число листьев около 40 (рис. 2, $в_1$). Такие побеги все время остаются в вегетативном состоянии. У побегов же, образующихся из хорошо развитых почек, начавших свой рост осенью или весной, листья долго остаются прижатыми к стеблю. Только после заложения почти всех листьев побега начинается их интенсивное разрастание, а также и удлинение побега (рис. 2, *в*). Эти побеги редко остаются в вегетативном состоянии.

При переходе большей части побегов в фазу явной бутонизации нередно наблюдается массовое образование новых побегов, которые достигают длины в 10—15 см, содержат до 20 листьев и остаются в вегетативном состоянии до конца вегетационного периода. Возможно, что здесь проявляется коррелятивное торможение со стороны более развитых побегов, которые препятствуют их дальнейшему развитию.

И. Г. Серебряков (1949) указывал, что формирование вегетативной сферы побегов у *Ch. angustifolium*, в том числе и образование новых листьев срединной формации, завершается на следующий год после образования придаточных почек и период весеннего роста побегов. Но это наблюдается не у всех побегов. Часто листья всей вегетативной сферы побега могут заложиться в период осеннего роста побега. Конус нарастания таких побегов переходит в генеративную фазу осенью, когда побег находится в почве, но образование генеративных органов задерживается до начала мая. Также существует пауза между периодами вегетативного и генеративного органогенеза у побегов, но конус нарастания которых переходит в генеративную фазу весной. Пауза может быть продолжительностью от недели до месяца в зависимости от степени развития побега. Это и приводит к тому, что побеги в куртине находятся в разных фазах генеративного развития. Итак, время заложения почки, степень ее сформированности и время начала ее роста в побег имеют существенное значение для развития всего побега.

Из множества придаточных почек, закладывающихся у *Ch. angustifolium*, сохраняется и развивается в побеги лишь небольшое их число. В конце вегетационного периода, когда отмирают плодоносящие побеги и процессы отмирания распространяются в корни, наблюдается отмирание большинства почек. Кроме того, много придаточных почек отми-

рает во время цветения и плодоношения. Это явление было подмечено Е. А. Кондратьевой-Мельвиль у *Ch. angustifolium* и других травянистых многолетников (1957), а затем и у малины (Кондратьева-Мельвиль, 1959). Чаще других отмирают самые мелкие почки, имеющие слабую связь с проводящей системой материнского корня. Однако если в основании таких почек образуются придаточные корни, то они могут остаться живыми. В тех случаях, когда почки в большом числе закладываются на ограниченном участке (например, в каллусе), только некоторые из них развиваются в побеги, а остальные отмирают.

Заложение придаточных почек даже в случае их отмирания имеет большое значение для растения. Придаточные почки стимулируют образование новых придаточных корней и камбиальную деятельность, что приводит к омоложению тканей корня. Кроме того, образующиеся придаточные почки препятствуют распространению процессов отмирания в корнях (Козлова, 1953).

В придаточных почках процессы отмирания развертываются неодинаково. Это зависит от строения почки и характера ее связи с корнем. В наиболее крупных почках с почечными чешуями процессы отмирания, в частности отмирание сердцевины, не распространяется выше первых почечных чешуй. В мелких почках и особенно в почках без чешуй быстро отмирает вся сердцевина (рис. 2, $б_1$), а затем листовые зачатки и конус нарастания. На границе с отмершими тканями образуется внутренняя перидерма, которая в дальнейшем смыкается с наружной. При этом основание почки, остающееся живым, партикулирует. На верхней части каждой из партикул в меристеме, составленной камбием и феллогеном, закладываются новые придаточные почки, а также и придаточные корни. В результате этого образуется своего рода «букет» из придаточных почек, обеспеченных часто собственными придаточными корнями.

Итак, разнообразие строения придаточных почек в отношении их размеров, сложения, анатомического строения, продолжительности периода формирования определяется рядом причин. Большое значение имеют анатомическое строение корня, на котором возникают почки, возраст корня и глубина его залегания в почве, а также время заложения почек в течение вегетационного периода. Особенности развития и строения придаточных почек определяют различия в характере развития и строения побегов в куртине.

ЛИТЕРАТУРА

Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарников восточного Крыма. Бот. ж., 38, 4. — Кондратьева-Мельнииль Е. А. (1957). Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных. Вестн. ЛГУ, Биол., 2, 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Образование почек на корнях *Rubus idaeus* L. Бот. ж., 44, 5. — Серебряков И. Г. (1949). Структура и ритм жизни цветковых растений. II. Специализация цветоносных побегов, заложение цветков и время зацветания. Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 1. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Beijerink M. W. (1887). Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam. — Emery A. E. H. (1955). The formation of buds on the roots *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Phytomorph., 5, 1—3. — Pristley J. H., C. F. Swingle. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. Tech. Bull. U. S. Dep. Agric., 151.

Ленинградский государственный университет. Получено 15 III 1978.

УДК 581.4 : 581.43

В. И. Тихонов

ОРГАНИЗАЦИЯ ОСЕВЫХ СИСТЕМ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ

V. I. TIKHONOV. ORGANIZATION OF AXIAL SYSTEMS OF OVERGROUND PART OF PERENNIAL PLANTS

Рассматриваются функционально-морфологические стороны организации осевых систем многолетних растений, имеющих аксиллярный комплекс. Выделены как структурные элементы надземной части качественно различные типы осевых систем (линейный и ступенчатый), рассмотрены механизмы саморегуляции в системах, структурах подчиненного уровня: побеге и метамере. Отмечены особенности выделенных систем по параметрическим характеристикам и специфика изменения их в пределах осевой системы. Ведущая роль в организации надземной части растений отводится ступенчатому типу осевых систем, включающему качественно различные блоки метамеров.

Организация характеризует степень упорядоченности биологической системы, ее функциональный эффект и является результатом взаимодействия элементов системы (Шмальгаузен, 1964), отражением взаимосвязи явлений действительности (Сетров, 1970). Выражение организованности системы — ее «целесообразное» поведение. Целесообразность — это соответствие организма окружающим условиям среды (Сетров, 1971), результат взаимодействия элементов системы в направлении сохранения ее устойчивости. Внешний вид жизненной формы растений создается взаимным расположением органов, способом их взаимодействия, направлением роста, длительностью деятельности очагов меристемы (Сенянинова-Корчагина, 1967), их числом (Василевская и др., 1973). Представления о структурной упорядоченности множественного комплекса осей, побегов растений в этом плане не всегда еще ясны. В частности, крона древесных растений представляет сложную динамическую систему осей, в пределах которых обычно выделяют ствол с множеством ветвей и побегов различных порядков ветвления. Изучение степени организованности такой системы, выявление закономерностей формирования ее структуры в онтогенезе, поиск элементарных принципов взаимодействия структурных частей в динамике являются основной задачей данной работы.

О структурных элементах жизненных форм

Понимание процессов онтогенетического и филогенетического формирования, становления, организации жизненных форм растений в значительной мере определяется выбором их элементарной структурной единицы. Поиск такой единицы ведется в настоящее время по крайней мере в двух направлениях. Одни авторы в качестве структурной единицы выделяют, например, моноподиальный побег (Гатцук, 1974), простую и сложную ось (Нухимовский, 1970, 1974), ортотропную ветвь (Ляшенко, 1968, 1971). К сожалению, указанные структурные единицы не гомологичны друг другу онтогенетически, что, на наш взгляд, снижает их ценность. Другие авторы в качестве универсальной структурной единицы рассматривают поликарпическую систему побега (Голубев, 1973), побег формирования (Мазуренко, 1973). Как и моноподиальный побег (Гатцук, 1974), предложенные универсальные структурные единицы представляют смешение таких функционально различных элементов, как побег в самом узком смысле слова и скелетные осевые части, лишенные листьев. Побег в узком смысле мы понимаем как побег, еще не потерявший листьев (годичный побег текущего года у листопадных растений умеренных широт). Видимо, предшествующий этап развития представлений о такой структурной единице для травянистых растений, как монокарпический побег (Серебряков, 1952, 1955, 1959), объясняет указанное смешение функционально различных элементов.

Таким образом, проблема поиска универсальной для разных жизненных форм растений гомологичной структурной единицы еще не решена. Обнаружение такой единицы позволит лучше понять специфику различных жизненных форм, пути их филогенеза, особенности структурно-функциональной организации их ассимиляционной поверхности и репродуктивной способности как в онтогенезе, так и филогенезе. В качестве указанной единицы, учитывая широкое признание термина «ось», нами предлагается новое понятие — осевая система (Тихонов, 1977а). Осевая система — это цепь последовательно нарастающих осевых элементов тела высших растений, базальным звеном которой является первичная ось зародышевой почечки или ее заменяющей, а терминальным — ось годичного побега текущего года. Е. Л. Нухимовский (1974) предложил отличать понятие «нарастание» от понятия «ветвление». Нарастание (моноподиальное, симподиальное, дихотомическое) — процесс увеличения линейных размеров. Ветвление — образование из одной части оси осевой системы двух и более частей. Крона и ствол древесных растений могут пониматься как комплекс осевых систем, образующих ее скелет. Согласно Нухимовскому (1970, 1974), структура осевой системы многолетнего растения складывается в процессе ежегодного нарастания осевых элементов (моноподиального, симподиального, дихотомического, например у *Lycopsida*) и состоит из годичного побега текущего года и резидов и их множеств — блоков (рис. 1, *А*). Резид — стеблевая часть побега (рис. 1, *Б*, *В*), которая стала скелетной после завершения фазы видимого (постэмбрионального) роста или верхушечного плодоношения (Нухимовский, 1970). Иначе говоря, это осевая часть годичного побега после сбрасывания листьев. В структуре осевой системы многолетних растений резиды наряду с годичным побегом текущего года могут рассматриваться как элементы, «метамеры» более высокого уровня сложности, чем метамеры собственно побега (рис. 1, *В*).

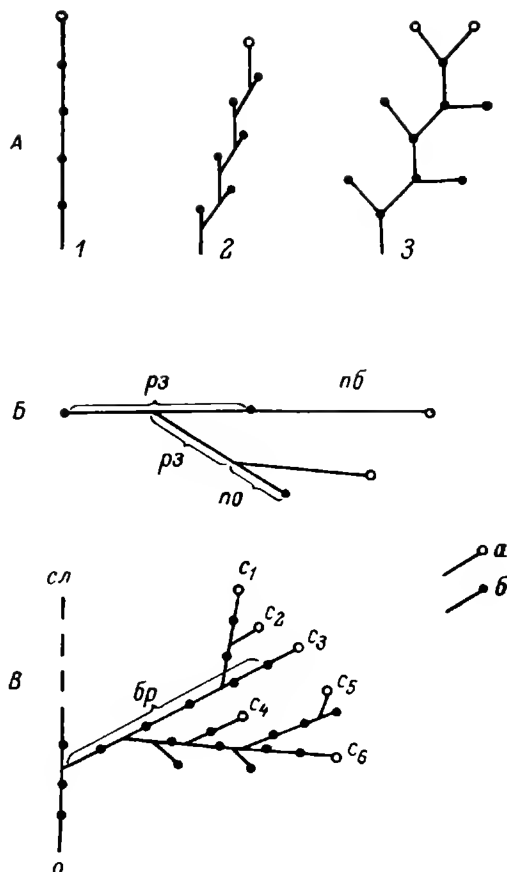


Рис. 1. Структура осевых систем.

А — при разных видах нарастания (*1* — при моноподиальном, *2* — симподиальном, *3* — дихотомическом); *Б*: *пб* — побег, *рз* — резид и *по* — отмершая часть побега; *В*: осевые системы линейного (*осл*) и ступенчатого ($ос_1$, $ос_2$, $ос_3$, . . . $ос_n$) типов; *бр* — блок резидов.
а — побег, *б* — резид.

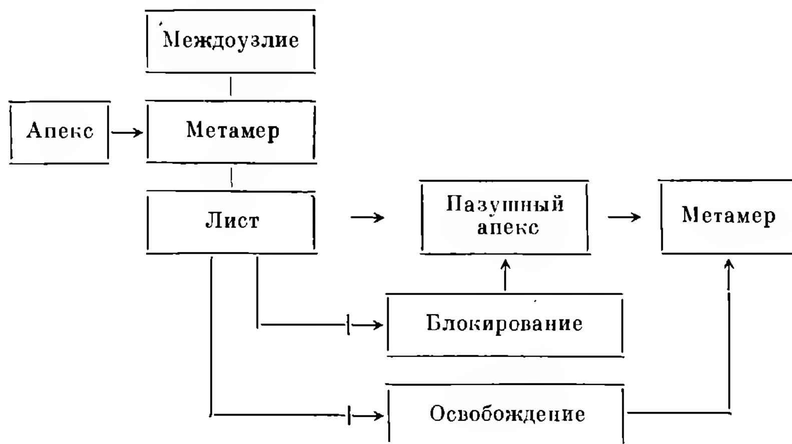
Сам побег, как известно, характеризуется метамерностью (Серебряков, 1952), возникающей в результате периодической деятельности апикальной меристемы. Органогенез метамеров определяется специфичным для вида стабильным ритмом (Грудзинская, 1964; Шилова, 1969; Тихонов, 1975а, и др.) и детерминированной последовательностью морфофункциональной дифференциации элементов побега (Goebel, 1928; Рытова, 1975, и др.). Например, у растений умеренной зоны, имеющих специали-

зованные защитные чешуи, из цепи внешне монотипных примордиев одна серия образует комплекс защитных чешуй и переходных форм листьев, другая — листья побега, что тесно коррелирует с периодичностью весеннего видимого роста материнского побега в целом (Падеревская, 1953; Грудзинская, 1964; Тихонов, 1975б, и др.). Число метамеров в побеге, включая его эмбриональную и постэмбриональную части, достигает обычно нескольких десятков и более, поэтому можно считать, что побег характеризуется достаточно высоким показателем степени биологической полимеризации (Догель, 1954; Беклемишев, 1964; Заморский, 1971; Тихонов, 1977б) даже без учета метамеров генеративной фазы развития.

Каждый метамер побега покрытосемянных и некоторых голосемянных растений включает лист, узел с междоузлием и пазушным бугорком, преобразующимся в свое время в пазушную почку. В аксиллярном комплексе И. Г. Серебряков (1952) отмечает существенные коррелятивные связи в развитии отдельных элементов: «кроющий лист и пазушная почка. . . представляют собой единый морфо-биологический комплекс, отдельные элементы которого развиваются под непосредственным и определяющим влиянием друг друга» (с. 247). Известно, что удаление листьев, например, вызывает досрочное «пробуждение» соответствующих пазушных почек (Падеревская, 1953; Dostal, 1959; Пийр, 1966, и др.). Существуют определенная последовательность в формировании отдельных частей метамера и согласованный рост одноименных метамеров (Рытова, 1970; Серебрякова, 1971, и др.). Из этого следует, что мы вправе рассматривать метамер как коррелятивную систему взаимодействующих элементов. В противоположность побегу (системе более высокого уровня сложности) метамер побега, т. е. система его элементов, предельно ограничен по числу взаимодействующих единиц и характеризуется сравнительно простой структурой отношений пазушного бугорка и листового примордия, пазушной почки и кроющего листа (схема 1).

СХЕМА 1

Взаимоотношение элементов метамера



Любой зачаточный метамер побега потенциально является исходной ступенью для образования пазушного дочернего побега. Последнее касается прежде всего функционально различающихся метамеров вегетативного побега (с чешуями, с листьями, их переходными формами), образующих «листопазушные» и «чешуепазушные» дочерние, а в них соответственно — внучатые почки, различные по функциям (Тихонов, 1974).

Образование очередного метамера в апексе побега предопределяет в конечном итоге рост его, увеличение линейной протяженности оси и количественное нарастание цепи метамеров, периодически прерываемое паузами сезонного покоя. Образование же дочернего побега из почки аксиллярного комплекса обеспечивает появление на базе существующей

осевой системы новой, т. е. умножение осевых систем растений, ветвление цепи метамеров. Система низшего уровня — метамер побега — дает начало, порождает, отпочковывает систему более высокого уровня сложности — дочерний побег. Ветвление предопределяет качественное усложнение структуры осевой системы. Если в первом случае моноподиального нарастания биологическая полимеризация обеспечила линейный рост побега одного порядка, его оси, увеличение числа элементов в его системе, то во втором — при симподиальном нарастании — осуществляются умножение побегов, полимеризация блоков метамеров (Заморский, 1971; Хохряков, 1975). Неразветвленный побег, основная структурная единица большей части высших растений, выступает в первом случае (в рамках годичного побега) как целостный комплекс, система метамеров, полимер; во втором случае сам такой побег или его производные — резиды — играют подчиненную роль структурных элементов в системе более высокого уровня сложности — осевой системе.

При моноподиальном нарастании ежегодно формирующиеся циклы, блоки метамеров (годичные побеги и их производные — резиды) образуют линейную цепь гомогенных метамеров, линейный тип осевой системы (рис. 2, *а*). При этом следует отметить, что в противоположность Нухимовскому (1970, 1974) мы предпочитаем понимать резид как стебель после сбрасывания листьев в границах годичного побега. Метамеры последовательно образующихся дочерних, внучатых и последующих побегов сами могут представлять исходную ступень для бокового ветвления. В результате этого возникает другой, ступенчатый тип осевой системы (рис. 2, *б*), особым, частным случаем которого является, по выражению некоторых авторов, симподиальное ветвление монохазиальной формы (Troll, 1959; Грудзинская, 1974, и др.). В случае такого симподиального перевершинивания, замещения утраченной терминальной почки ближайшей боковой, наблюдается усложнение осевой системы. Рост прочих боковых почек побега ведет к возникновению новых осевых систем ступенчатого типа, включающих в себя нижележащую цепь элементов, резидов, их блоков, принадлежащих исходной осевой системе любого типа. Ступенчатая цепь нарастающих из года в год побегов соответствующих порядков ветвления образует ряд соподчиненных, качественно различных по происхождению, гетерогенных блоков метамеров, резидов, вплоть до перехода к генеративной фазе и последующего их отмирания.

Следовательно, в системной организации жизненной формы многолетних растений в качестве универсального структурного элемента предлагается выделять осевую систему, включающую в себя структуры, системы подчиненного уровня сложности: побег и метамер. Осевая система представляет собой последовательную цепь резидов, завершаемую побегом текущего года, его стеблевой осью в постэмбриональной и эмбриональных частях. Осевая система линейного типа состоит из гомогенных элементов, производных одной апикальной меристемы. Осевая система ступенчатого типа состоит из гетерогенных элементов, производных последовательного ряда аксиллярных меристем. Побег понимается нами как основной орган *Cormophyta* (Arber, 1950; Первухина, 1968; Эсау, 1969; Тихонов, 1977б, и др.). В пределах осевой системы побег с его постэмбриональной и эмбриональной зонами у листопадных растений умеренных широт мы рассматриваем как терминальный элемент, ограничивая его рамками годичного побега текущего года (одно- или многофазного). У вечнозеленых растений границы этого элемента требуют уточнения. Обязательным признаком побега в этом аспекте у аксиллярно ветвящихся растений является, очевидно, наличие аксиллярных комплексов. Резиды понимаются нами как элементы, производные от годичных побегов прошлых лет. Необходимо подчеркнуть увеличение общности резидов различных осевых систем сверху вниз. Метамер побега, система его аксиллярного комплекса, рассматривается как подчиненная структурная единица системы побега.

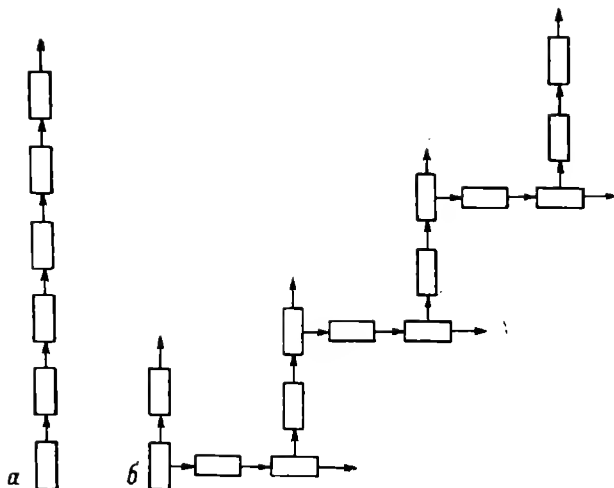


Рис. 2. Типы осевых систем.

а — линейный, *б* — ступенчатый (*прямоугольник* — блок, т. е. множество, метамеров, образовавшихся за какой-то период).

Предлагаемая универсальная структурная единица — осевая система — объединяет, т. е. включает в себя как фрагменты структурные, часто многолетние единицы, предложенные некоторыми авторами: моноподиальный побег, систему скелетного моноподиального побега (Гатцук, 1974), простую и сложную ось (Нухимовский, 1970, 1974), ортотропную ветвь (Ляшенко, 1968, 1971), или входит структурным элементом в поликарпическую систему побегов В. Н. Голубева (1973), включая в себя опять же фрагментарно универсальную структурную единицу — многолетний побег (Голубев, 1973) и побег формирования (Мазуренко, 1973).

Если выделение побега текущего года, а также резидов (годичных приростов по длине) последних лет в пределах осевой системы древесных растений осуществляется сравнительно легко, то резиды более ранних лет выделить труднее. В этом случае, возможно, следует ограничиться выделением линейного блока резидов определенного порядка ветвления, образующегося в результате моноподиального роста или монохазиальной формы симподиального ветвления. Детальная дифференциация резидов в таких блоках возможна или по числу мутовок (сосна), или по числу годичных колец на поперечном срезе.

Сущность нередко наблюдаемой связи образования генеративных органов с порядком ветвления (Серебряков, 1952 и др.), видимо, и заключается в качественном отличии производных аксиллярных меристем, проходящих многоступенчатый путь развития. Еще в работах В. Циммермана (Zimmermann, 1936), а позднее и других авторов (Зёдинг, 1955; Молотковский, 1961) отмечался нисходящий градиент содержания ростовых веществ в кроне древесных растений. Ступенчатая осевая система состоит из *n* числа блоков метамеров последовательного порядка ветвления и часто заканчивается терминальным цветком или плодом. Исследование степени полимеризации ступенчатых осевых систем у различных видов может в значительной мере дополнить наше понимание закономерностей плодоношения (Тихонов, 1977а). Есть указания (Цельникер, Семихатова, 1957) о константности числа листьев на завершенном побеге, который образуется из пазушной почки и оканчивается цветком. Интересно, что у деревьев отмечены уменьшение длины завершенных побегов и снижение числа листьев на годичных побегах с возрастом (Цельникер, Семихатова, 1957; Хашес, 1971, и др.), уменьшение числа полифазных побегов и соответствующее увеличение монофазных, чем объясняется наблюдаемый переход от рассеянно-сосудистого к кольцесосудистому строению древесины (Грудзинская, 1961).

Следует сразу же отметить, что в сложении скелета кроны древесных растений ведущая роль принадлежит ступенчатым осевым системам. Линейные осевые системы малочисленны, так как у многих растений основные оси, их заменяющие, сравнительно быстро прекращают свой рост в длину обычно из-за утраты по той или иной причине апикальной меристемы или смещения верхушки, а поэтому они состоят из ограниченного числа блоков метамеров. Ступенчатые осевые системы включают фрагменты линейных осевых систем и нередко заканчивают свое развитие фазой образования генеративных органов. Как линейные, так и ступенчатые осевые системы характеризуются в сравнении с годичным побегом невысоким показателем степени полимеризации. Об этом свидетельствует известная ограниченность числа порядков ветвления в кроне древесных растений, не превышающего обычно 6—8 (Серебряков, 1952, и др.).

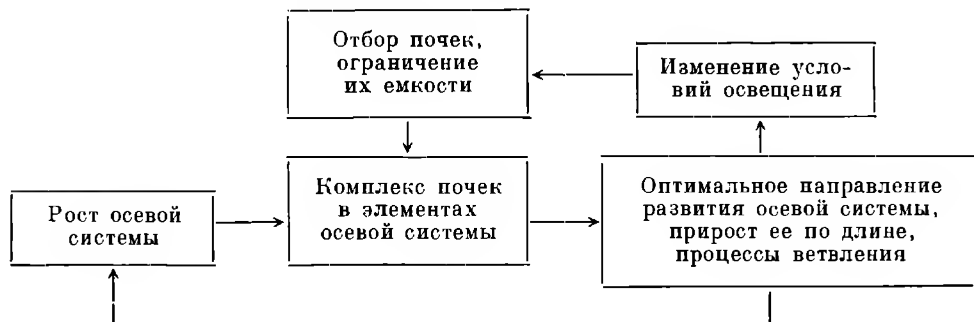
В цепи однородных элементов развивающихся осевых систем особое, функционально активное положение занимает ассимилирующий побег с его внутрипочечной и внепочечной фазами, обеспечивающими подвижность системы во времени и пространстве адекватно условиям среды.

Организация осевых систем

Выделяемые структурные элементы наземной части жизненных форм разного уровня сложности (метамер, побег, осевая система) качественно различаются числом элементов, их особенностями, спецификой своей структуры, т. е. характером связи, объединяющей элементы. Структура понимается как упорядоченная совокупность связей между элементами системы (Малиновский, 1970; Сетров, 1971). Биологические системы в этом плане подразделяются на два типа (Малиновский, 1970): дискретные и жесткофиксированные. Дискретные или корпускулярные биологические системы составляются из однотипных взаимозаменяющихся единиц и обладают большой пластичностью, подвижностью; связи между элементами носят вероятностный характер (Коган и др., 1972). Жесткофиксированные, непрерывные системы, как правило, детерминированы, им свойственны высокая организованность, экономность и, естественно, меньшая гибкость. Осевые системы занимают какое-то промежуточное положение между этими двумя типами и лишь приближаются, видимо, к первому типу — дискретным вероятностным системам. Такой характер их организации позволяет периодически изменять архитектонику фотосинтезирующей поверхности растения в процессе его жизни в соответствии с изменяющимися условиями освещения и другими факторами. Осевые системы линейного и ступенчатого типов развиваются в направлении оптимального освещения путем периодического отбора сравнительно однотипных терминальных элементов, взаимозаменяющих почек, побегов под воздействием факторов внешней среды, главным образом света, при сохранении жесткой, непрерывной структуры нижележащих элементов. Отбор этот осуществляется в самом организме на основе механизмов, выработавшихся в процессе длительной эволюции (схема 2).

СХЕМА 2

Регуляция развития осевой системы



В литературе часто подчеркивается резервная роль пазушных (Пийр, 1966, и др.) и других почек (Пятницкий и др., 1963). Сферой действия этих механизмов, а следовательно, наиболее пластичным элементом осевой системы является главным образом побег текущего года с его эмбриональной и постэмбриональной зонами. Конечно, это не исключает участия в преобразовании осевых систем других элементов, а именно резидов с их комплексом спящих и придаточных почек. Такое паблюдается, например, при образовании так называемых «водяных» побегов на стволах дуба и некоторых других древесных растений под воздействием ряда факторов, в том числе и освещения (Бюсген, 1961; Пятницкий и др., 1963). Однако лабильность осевых систем кроны растений обеспечивается главным образом за счет альтернативных перестроек одного терминального элемента — побега текущего года с его аксиллярными комплексами. В этом заключается специфика структуры осевой системы.

Функциональная основа организации осевых систем, а также и побега — взаимодействие между метамерами и их элементами по типу обратных связей, направленных на оптимизацию развития побега, осевой системы и ассимилирующей поверхности растения в целом. Обратная связь означает влияние выходного сигнала системы на ее рабочие параметры (Коган и др., 1972). В условиях оптимального освещения апикальная меристема (схема 1), активно взаимодействуя с окружающими компонентами, в том числе и с такими, как кроющий лист с узлом и междоузлием, образует первые метамеры, первые пазушные бугорки в них. Интенсификация метаболизма по мере роста продукции фотосинтеза ведет к увеличению размеров и усложнению организации образующихся элементов, вызывает коррелятивную стимуляцию роста (Синнот, 1963) до какого-то предела, достижение которого включает тормозные механизмы. Сложившаяся при этом структурная система определяет направление и объем проходящего через нее потока веществ, который в свою очередь может влиять на эту структуру через ее пластическое обеспечение, т. е. наблюдаются корреляции, связанные с питанием (Синнот, 1963). Чем крупнее листья в пределах побега, тем больше их фотосинтезирующие возможности (Цельникер, 1973), тем нередко крупнее (Василевская, 1962, и др.), т. е. большей емкости, закладываются в пазухах их почки (Грудзинская, 1964; Серебрякова, 1971; Рытова, 1975 и др.). Это находит отражение в общих закономерностях структурной изменчивости побега в онтогенезе (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971; Рытова, 1975, и др.). Величина листа, степень развития его проводящей системы обеспечивают лучшее развитие проводящих пучков и тонкостенной паренхимной ткани в стебле, лучшее развитие почек (Василевская, 1962, и др.). Удаление листа в определенных фазах его жизни задерживает развитие почки и междоузлия (Кондратьева-Мельвиль, 1967, и др.). Такая обратная связь имеет положительный характер. Такая связь увеличивает влияние входного воздействия на величину выходного сигнала в системах (Коган и др., 1972), т. е. в данном случае рост кроющего листа коррелятивно стимулирует рост междоузлия, узла и пазушной почки.

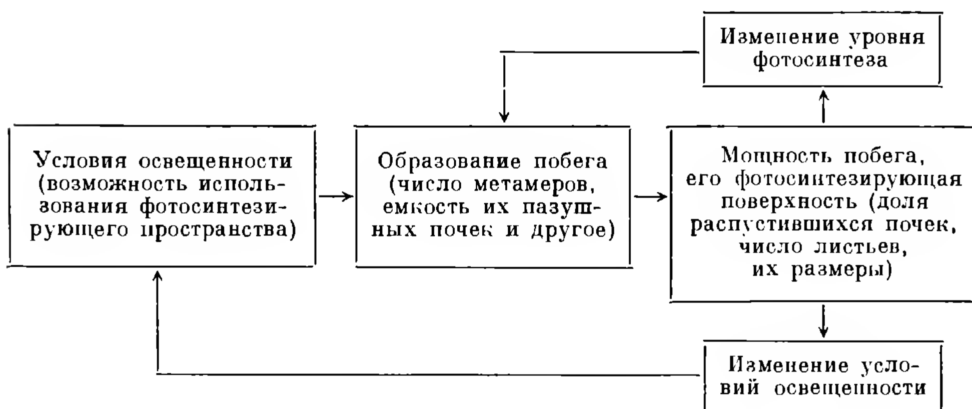
В неблагоприятных условиях освещенности, когда из-за недостатка или избытка солнечной радиации интенсивность фотосинтеза будет падать, естественно ожидать проявления отрицательной обратной связи. Отрицательная обратная связь уменьшает влияние входного воздействия на величину выходного сигнала в системе (Коган и др., 1972). В данном случае метамеры растущего побега будут, вероятно, меньших размеров, емкость формирующихся пазушных почек — невысокой (Кондратьева-Мельвиль, 1965), значительная часть их будет переходить в категорию спящих. Так, например, по наблюдениям И. С. Малкиной (1974) при повышении освещенности с 0.3 до 18% от полной четырехлетние экземпляры клена остролистного увеличивали число образовавшихся на них листьев за лето с 3—5 до 30. Средний размер листа соответственно возрастал с 0.14 до 0.47 дм². Это можно расценить как проявление положительной обратной связи в развитии. Дальнейшее увеличение освещенности в этом

же опыте до 50—90% вызывало уже некоторое снижение числа листьев (25—26) и среднего размера листа (0.43 дм²), что можно рассматривать как проявление отрицательной обратной связи. В опытах на злаках (Рытова, 1970, 1975) затенение удлиняло период роста листьев, что коррелятивно тормозило прорастание соответствующих боковых почек, препятствовало появлению новых очередных листьев побега.

Развитие побега (схема 3), а также и осевой системы в целом (схема 2) осуществляется на основе механизмов положительной обратной связи, на которые в процессе формирования архитектоники ассимилирующей поверхности накладываются ограничения регуляторных механизмов отрицательной обратной связи. Вариантов возможных направлений развития осевой системы много, что определяется числом почек на терминальном элементе (побеге текущего года), но отбирается лишь часть их, наиболее оптимальных по условиям освещения и, возможно, некоторым другим свойствам. Сложность и элемент случайности в развитии осевой системы позволяют решать задачу оптимизации ассимилирующей поверхности разными способами: путем изменения емкости почек, задержки развития части их, изменения размера листовых пластинок, скорости и продолжительности их развития, увеличения числа метамеров, листьев у побега в процессе его внепочечного развития и др. Контроль через условия освещения стимулирует поиск оптимального варианта развития побега и оптимального направления развития осевой системы (схемы 2 и 3).

СХЕМА 3

Регуляция развития побега



Побег как система, его структура и ритм развития носят на себе черты большей фиксированности, стабильности и видовой специфики, чем осевые системы. Это приближает его к типу непрерывных детерминированных систем. Последовательное периодическое образование определенных функционально различающихся метамеров (Серебрякова, 1971; Рытова, 1975, и др.) по заданной программе осуществляется генетическим аппаратом в определенном стабильном ритме (Шилова, 1969; Тихонов, 1975а, и др.) на фоне известных корреляций части и целого, корреляций между частями (Синнот, 1963). Процесс этот регулируется с учетом факторов, вызывающих отклонения от программы с помощью морфологических компенсаторных образований и свойств, примером чего могут служить:

1) мультипотентность метамеров (структура взрослого листа определяется как временем возникновения, так и активностью его интеркалярных меристем (Рытова, 1975);

2) комплекс дочерних и внучатых пазушных почек;

3) способность апекса к образованию дополнительных метамеров (Тихонов, 1975б) и летних циклов роста побега (Грудзинская, 1964, и др.);

4) способность повторного облиствения (Кулагин, 1966);

5) возможность альтернативного перехода апикальной меристемы на генеративный или вегетативный путь развития (Аксенова и др., 1973; Миляева, 1975, и др.) в различные по гидротермическим условиям годы. В этом случае имеют значение наличие детерминирующих факторов (освещенность, тепло и др.), резерв недифференцированных пазушных бугорков и пр. Сочетание в побеге простого регулирования по заданной программе и регулирования с учетом факторов, вызывающих отклонения от программы, и образует высшую форму регулирования — регулирование по замкнутому кругу (Коган и др., 1972). В процессе онтогенеза побега за начало элементарного цикла регулирования «нормы» можно принять примое управляющее влияние генетической программы на деятельность апекса (органогенез определенного числа функционально различных метамеров в определенном ритме). Элементарный цикл завершается сигналами о морфо-физиологических результатах этого влияния на основе обратных связей развивающегося побега (образование дополнительных листьев, переход к генеративной фазе и др.). Такие элементарные циклы входят между собою во взаимоотношения, в результате чего складываются более сложные циклы последующего уровня сложности — осевые системы. Возникшие по наследственной программе метамеры, их листья, обеспечивая ассимиляцию, образование регуляторов роста и другое в известной мере предопределяют мощность междоузлий, емкость пазушных почек. Междоузлие, лимитируя поток метаболитов, регуляторов роста и других веществ в лист и пазушные почки, определяет их рост по размеру и емкости. В свою очередь и пазушные почки тоже могут влиять на междоузлия (Кондратьева-Мельвиль, 1967; Борисовская, 1968, и др.), их размеры. Степень ежегодного развития фотосинтезирующей поверхности побега будет определять его прирост и прирост резидов по диаметру в пределах осевой системы.

Элементарные циклы прямого генетического управления входят как элементы во вторичный цикл взаимного регулирования роста разных побегов, в свою очередь входящих в общий механизм саморегуляции осевых систем ассимиляционной поверхности растения как целого.

Качественное различие выделенных структурных элементов (осевых систем, систем побега и метамера) облегчает их комбинаторику, обеспечивает их чередование (Малиновский, 1970). Взаимодополняющие отношения ограниченных по числу функционально компенсирующих звеньев внутри системы непрерывного детерминированного типа, каким представляется метамер, необходимы для повышения уровня организации и эффективности системы побега. Относительно менее детерминированная многоэлементная система побега выступает как важнейшая функциональная единица более вероятностной осевой системы. Этим обеспечиваются большая надежность и количественная гибкость следующего уровня организации сложного. Наконец, осевая система, ее комплексы образуют ассимиляционную поверхность растения — систему вероятностного типа, дискретную по структуре.

Организационная ценность морфо-функциональной системы листостебельного побега высших растений подтверждается тем, что эволюция формы тела в различных независимых филах растительного мира приводила неоднократно к одной и той же форме (Тихонов, 1977б). Достаточно вспомнить «листостебельнообразный» таллом каулерпы и представителей других групп водорослей. Важнейшей тенденцией развития растений в условиях неоднородной среды суши явилось увеличение ассимилирующей поверхности (Голенкин, 1927; Келлер, 1948). Листостебельная форма тела, побег отвечали этой тенденции в наибольшей степени (Тихонов, 1977б). Необходимость избирательного отношения к условиям освещения можно рассматривать как предпосылку выработки в процессе адаптивной эволюции осевых систем линейного типа (*Cycadopsida*), возможно, из систем с примитивным дихотомическим типом ветвления (*Psilophytopsida*). Осевые системы ступенчатого типа, характерные для более продвинутых эволюционно групп высших растений (*Angiospermae* и др.),

возникли, очевидно, позднее и могут считаться вторичными, производными.

Интеграция осевой системы в процессе индивидуального развития осуществляется с помощью регулирующих механизмов обратной связи. Положительная обратная связь наблюдается в период развития системы побега, осевой системы, при альтернативной смене функций побега, переходе в фазу генерации. Отрицательная обратная связь проявляется при необходимости ограничения стабилизации развивающейся системы.

Осевая система строится путем подбора — под воздействием внешних и внутренних факторов — из всего многообразия отдельных единиц — почек функционально наиболее активных. Такой отбор внутри организма играет важную роль, обеспечивая, в частности, оптимальную комбинаторику элементов, реакций, возникших в процессе эволюции. Определенное место в этом занимают явления отрицательного геотропизма и корреляционных отношений основных и боковых побегов (Синнот, 1963; Минина, 1974, и др.). Об этом свидетельствует специфика отдельных видов по конфигурации жизненных форм, габитусу крон.

Подведем общие итоги. В системной организации жизненных форм аксиллярно ветвящихся растений в качестве основной универсальной структурной единицы можно выделить осевые системы линейного и ступенчатого типов. Качественное различие блоков метамеров, резидов, их производный характер в ступенчатой осевой системе, очевидно, предопределяет на соответствующем этапе переход ее к образованию генеративных органов. В пределах осевой системы выделяются два уровня подчиненных структурных единиц, систем: побега и метамера. Цикл развития осевой системы включает в себя последовательно циклы развития системы побега. В свою очередь цикл развития побега представляет собою цепь развивающихся по собственным элементарным циклам метамеров. В основе саморегуляции осевых систем лежат элементарные механизмы положительной и отрицательной обратной связи в системе метамера, в системе побега. Организация системы более высокого уровня может быть раскрыта достаточно полно лишь путем анализа элементарных взаимодействий в системе низшего уровня. По мере повышения уровня системной организации надземной части жизненной формы, например кроны древесных растений, наблюдается постепенный переход от детерминированных систем непрерывного типа к системам вероятностным, дискретным.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Беклемишев В. Н. (1964). Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. I, II. — Борисовская Г. М. (1968). Формирование листовых органов на побеге сирени. В кн.: Рефераты докл. Всесоюзн. межвузовск. конфер. по морфологии растений. М. — Бюсген М. (1961). Строение и жизнь наших лесных деревьев. — Василевская В. К. (1962). О некоторых корреляциях в строении растений. Тр. Петергофск. биол. инст. ЛГУ, 19. — Василевская В. К., М. П. Баранов, Г. М. Борисовская. (1973). Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни. Бот. ж., 58, 1. — Гатцук Л. Е. (1974). Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 1. — Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование. — Голубев В. Н. (1973). Морфогенетический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосемянных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 5. — Грудзинская И. А. (1961). Зависимость строения годичного кольца древесины от развития побегов у дуба. В кн.: Физиология древесных растений. М. — Грудзинская И. А. (1964). Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов *Quercus robur* L. Бот. ж., 49, 3. — Грудзинская И. А. (1974). Об основных типах ветвления (критические заметки). Бот. ж., 59, 4. — Догель В. А. (1954). Олигомеризация гомологичных органов. — Заморский А. Д. (1971). Полимеризация организма. Журн. общ. биол., 32, 3. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Коган А. Б., Н. П. Наумов, В. Г. Режабек, О. Г. Чораян. (1972). Биологическая кибернетика. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1965). О разнолистности у сеянцев некоторых древесных растений. Бот. ж., 50, 5. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1967). Развитие структуры побега у однолет-

него сеянца дуба. ДАН СССР, 172, 1. — К у л а г и н Ю. З. (1966). О способности древесных растений к повторному облиствению. Бот. ж., 51, 5. — Л я щ е н к о Н. И. (1968). О симподиальном ветвлении древесных растений (на примере *Theobroma cacao* L.). Бот. ж., 53, 9. — Л я щ е н к о Н. И. (1971). Данные сравнительной морфологии вегетативных органов некоторых покрытосемянных *Cycadales* и *Gnetales*. В кн.: Четвертое московск. совещ. по филогении растений, т. I. М. — М а з у р е н к о М. Т. (1973). Системы побегов и циклы их развития у кустарников семейства жимолостных. Автореф. канд. дис. М. — М а л и н о в с к и й А. А. (1970). Общие вопросы строения систем и их значение для биологии. В кн.: Проблемы методологии системного исследования. М. — М а л к и н а И. С. (1974). Анализ единиц расчета интенсивности фотосинтеза при изучении продуктивности растений. Лесоведение, 1. — М и л я е в а Э. Л. (1975). Структура и функционирование апикальных меристем стеблей при переходе к цветению. В кн.: Биология развития растений. М. — М и н и н а Е. Г. (1974). Геотропические свойства и сексуализация побегов как факторы формирования кроны у хвойных. Лесоведение, 1. — М о л о т к о в с к и й Г. Х. (1961). Полярность развития растений. — Н у х и м о в с к и й Е. Л. (1970). Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений. Автореф. канд. дис. М. — Н у х и м о в с к и й Е. Л. (1974). Ветвление и кущение семенных растений. Изв. ТСХА, 2. — П а д е р е в с к а я М. И. (1953). Биологические особенности почек дуба. Учен. зап. Московск. пед. инст. им. Ленина, 73, 2. — П е р в у х и н а Н. В. (1968). Побег как основной орган высшего растения. В кн.: Всесоюзн. межвузовск. конф. по морфологии растений. М. — П и й р Р. (1966). О годичном цикле развития почек у древесных пород. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 185. — П я т н и ц к и й С. С., М. Л. К о в а л е н к о, Н. А. Л а х м а т о в, И. В. Т у р к е в и ч, В. Г. С т у п н и к о в, В. П. С у щ е н к о, Г. П. Ч о н и. (1963). Вегетативный лес. — Р ы т о в а Н. Г. (1970). Об изучении морфогенеза злаков при помощи биологической шкалы времени. В кн.: Рефераты докладов на Всесоюзном симпозиуме по изучению морфологических основ онтогенеза (Ставрополь). М. — Р ы т о в а Н. Г. (1975). Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза злаков). Бот. ж., 60, 9. — С е н я н и н о в а - К о р ч а г и н а М. В. (1967). Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (о целостности организма высшего растения). Уч. зап. ЛГУ, сер. геогр. наук, 19. — С е р е б р я к о в И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М. — С е р е б р я к о в И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосемянных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — С е р е б р я к о в И. Г. (1959). Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 100, каф. ботан., вып. 5. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — С е т р о в М. И. (1970). Принцип системности и его основные понятия. В кн.: Проблемы методологии системного исследования. М. — С е т р о в М. И. (1971). Организация биосистем. — С и н н о т Э. (1963). Морфогенез растений. — Т и х о н о в В. И. (1974). К биологии спящих почек у некоторых видов рода *Acer*. Лесоведение, 1. — Т и х о н о в В. И. (1975а). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Acer*. Бот. ж., 60, 4. — Т и х о н о в В. И. (1975б). Система весеннего вегетативного побега у *Acer tataricum* L. в развитии. ИВУЗ, Биолог. науки, 5. — Т и х о н о в В. И. (1977а). Осевые системы древесных растений и их роль в организации ассимиляционной поверхности. Лесоведение, 6. — Т и х о н о в В. И. (1977б). Побег как высший этап эволюции формы тела растений. Журн. общ. биол., 38, 6. — Х а ш е с Ц. М. (1971). К вопросу об онтогенезе древесных пород. Тез. докл. и сообщ. республ. конференции по повышению эффективности научных исследований и внедрению достижений науки в лесохозяйственное производство. Харьков. — Х о х р я к о в А. П. (1975). Закономерности эволюции растений. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л. (1973). Ритмы роста тканей, хлоропластов и детерминации признаков световой и теневой структуры листа у клена остролистного. Физиол. раст., 20, 6. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л., О. А. С е м и х а т о в а. (1957). О состоянии вегетативного и генеративного этапов развития у побегов некоторых древесных пород. Бот. ж., 42, 7. — Ш и л о в а Н. В. (1969). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. Бот. ж., 54, 8. — Ш м а л ь г а у з е н И. И. (1964). Регуляция в индивидуальном развитии. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — A r b e r A. (1950). Natural philosophy of plant form. Cembridge. — D o s t a l R. (1959). O celistvosti rostliny. Vydala ceskoslovenska akademie zemedelskyck ved, ve statnim zemedleskem nakladatelstvi v Praze. — G o e b e l K. (1928). Organographie der Pflanzen. B. I. — T r o l l W. (1959). Allgemeino Botanik. Stuttgart. — Z i m m e r m a n n W. (1936). Untersuchungen über die raumliche und zeitliche Verteilung der Wuchsstoffen. Z. Bot., Bd. 30.

Херсонский государственный
педагогический институт
им. Н. К. Крупской.

Получено 1 III 1976.

УДК 582 : 633.527.2

Л. К. Иванюкович, Ю. А. Доронина

ОБЗОР ВИДОВ ПОДСЕРИИ *BICOLORIA* SNOWD. СЕКЦИИ *SORGHUM* РОДА *SORGHUM* MOENCH (*POACEAE*)

L. K. IVANYUKOVICH. YU. A. DORONINA. THE REVIEW OF THE SPECIES OF SUBSERIES *BICOLORIA* SNOWD. OF THE SECTION *SORGHUM* FROM THE GENUS *SORGHUM* MOENCH (*POACEAE*)

На основании детального изучения гербарной коллекции сорго во ВНИИР и БИН АН СССР с привлечением типового материала, а также живой коллекции по видам субсерии *Bicoloria* приводятся краткие диагнозы этих видов, ключ для их определения, а также карта их ареалов.

Изучались следующие виды *Sorghum* подсерии *Bicoloria* Snowd.: *S. bicolor* (L.) Moench, *S. saccharatum* (L.) Moench (=*S. dochna* (Forsk.) Snowd.), *S. miliiforme* (Hack.) Snowd., *S. simulans* Snowd., *S. elegans* (Koern.) Snowd. Материалом для изучения этих видов послужили гербарные коллекции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВНИИР) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), типовой гербарий, любезно предоставленный нам коллегами из Кью (Англия), а также живая коллекция сорго во ВНИИР. И только для *S. notabile* Snowd. мы приводим литературные данные, так как не имеем его в коллекции и не видели его типа.

Отличительными признаками подсерии *Bicoloria*, согласно Снаудену (Snowden, 1936), являются довольно раскидистые метелки и особенности строения обоеполых колосков: колосковые чешуи всегда наиболее широкие выше своей середины, кожистые (реже корковидные, «crustaceous»), как правило, тесно охватывают зерновки, которые целиком заключены в чешуях, реже — выставлены из них, но тогда не более, чем наполовину.

На основании изучения видов характеризуемой подсерии мы считаем, что такие признаки, как консистенция нижней колосковой чешуи обоеполых колосков при плодах (тонкокорковидная или кожистая), наличие или отсутствие ости у нижней цветковой чешуи, форма зерновки, остающиеся при плодах или опадающие мужские или бесполые колоски, имеют таксономическое значение, поэтому они использованы нами в ключе.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДСЕРИИ *BICOLORIA* SNOWD.

1. Колосковые чешуи обоеполых колосков при плодах эллиптические по форме, тонкокорковидные и поэтому ломкие . . . *S. saccharatum*.
\+ Колосковые чешуи обоеполых колосков при плодах широко-обратнояйцевидные до почти округлых, кожистые, неломкие . . . . 2.
2. Обоеполые колоски при плодах мелкие (3—3.5 мм дл. и 2.5—3 мм шир.) . . . . *S. miliiforme*.
\+ Обоеполые колоски при плодах более крупные (4—6 мм дл., 3.5—5 мм шир.) . . . . 3.
3. Нижняя цветковая чешуя обоеполых колосков несет, как правило, коленчато-согнутую ость до 12 мм длины; зерновки широкоэллиптические до округлых, всегда тесно охвачены колосковыми чешуями и скрыты в них, реже колосковые чешуи слегка открыты и видна только самая верхушка зерновки . . . . *S. bicolor*.
\+ Нижняя цветковая чешуя обоеполых колосков заостренная, но безостая; зерновки иной формы, менее плотно охвачены колосковыми чешуями и выступают из них до $^{1}/_{2}$ своей длины . . . . 4.

4. Нижняя колосковая чешуя обоеполого колоска при плодах со сплюснутой верхушкой, зерновка с верхушкой, вытянутой в носик . . . . *S. simulans.*
+ Нижняя колосковая чешуя обоеполого колоска при плодах не сплюснута на верхушке, носик зерновки отсутствует . . . . 5.
5. Колосковые чешуи обоеполых колосков при плодах широко-обратнояйцевидные, до ромбовидных, 4.5 мм шир.; бесполые колоски сохраняются . . . . *S. elegans.*
+ Колосковые чешуи обоеполых колосков при плодах эллиптические до узко-обратнояйцевидных, 3.5—4 мм шир.; бесполые колоски опадают . . . . *S. notabile.*

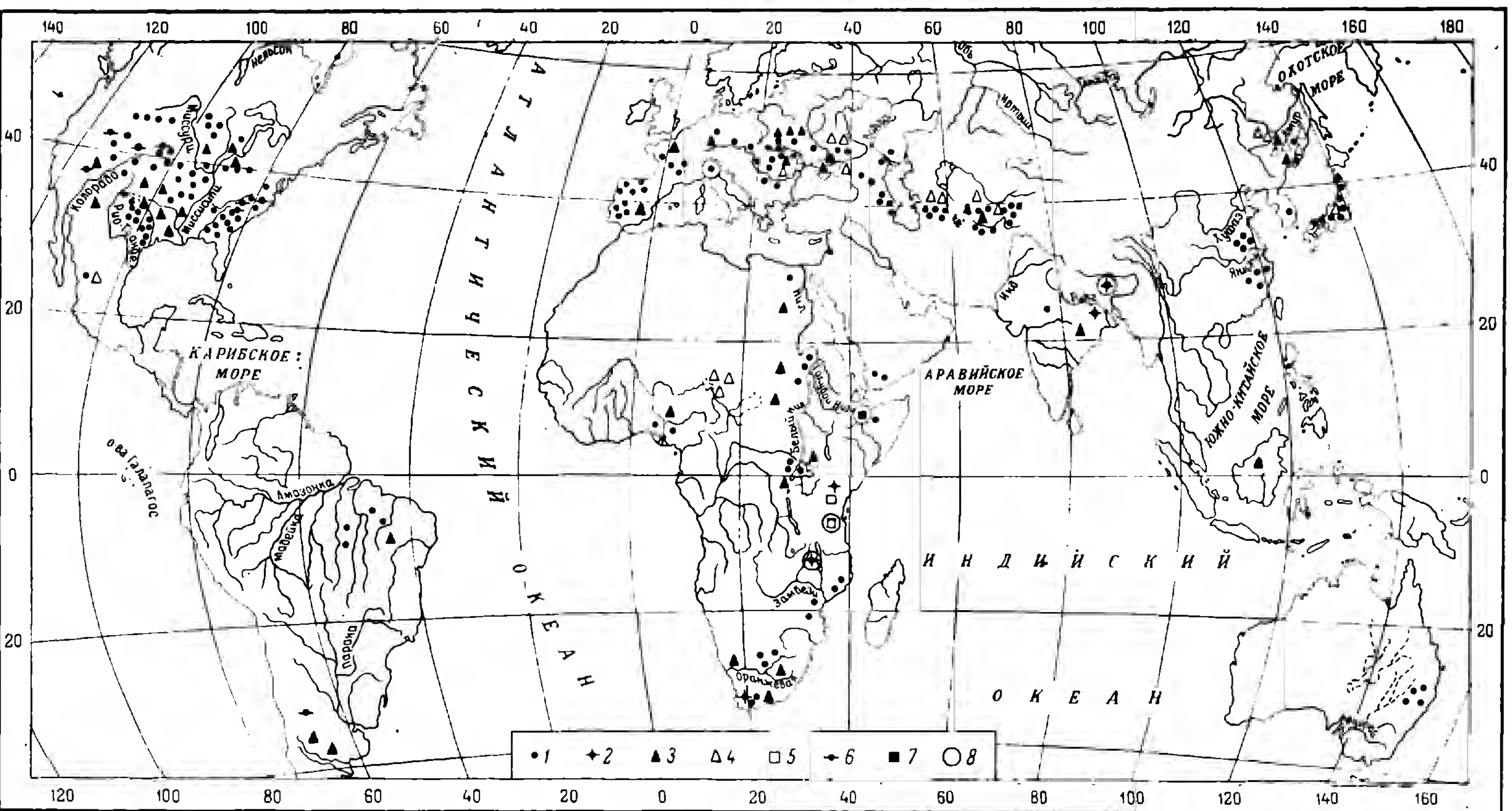
1. *Sorghum bicolor* (L.) Moench, 1794, Meth. Pl.: 207; Snowden, 1936, Cult. Races *Sorghum* : 106. — *Holcus bicolor* L. 1771, Mant. Pl. 2 : 301. — *H. sorghum* L. 1753, Sp. Pl. : 1047, quoad *Holcus* glumis glabris. — *Andropogon sorghum* ssp. *sativus* var. *vulgaris* subvar. *japonicus* Hack. 1889, in DC. Monogr. Phaner. 6 : 515. — *Sorghum japonicum* (Hack.) Рожевиц, 1934, Флора СССР, 2 : 20, quoad nom. — *S. vulgare* auct. non Pers. : Рожевиц, 1934, l. c. : 19. — *S. saccharatum* auct. non Moench: Якушевский, 1967 Сорго : 27, quoad cultivar Красный Янтарь, Китайский Янтарь 813, Янтарь Днепропетровский, Кубанский Янтарь; он же, 1969, Тр. прикл. бот., ген., сел. 41, 2 : 175, quoad *Sorghum bicolor* var. *charisianum.* — Сорго двуцветное, обыкновенное (Иванюкович, Доронина, 1978). Местные названия: Aska, Iowur, Jowhri-Turkimani, Red Kaffir, Imphee, Pyaung-Nga-Cheik, Maryland-Mammoth, Oisoup, Hsan Pyaung, Early Amber Cane.

Данный вид является типом рода и как таковой законсервирован в Международном кодексе ботанической номенклатуры (1974).

Метелка, как правило, рыхлая, 8—40 см дл., 5—10 см шир., обоеполые колоски от широко-обратнояйцевидных до полуокруглых, 4—6 мм дл. и 4—5 мм шир. при плодах, окраска их от светло-желтой до коричневой и даже черной; колосковые чешуи по всей поверхности кожистые, за исключением более тонких верхушек, полностью закрыты, реже — слегка открыты на верхушке; нижняя цветковая чешуя верхнего обоеполого колоска несет коленчато-согнутую ость до 12 мм длины. Типовой экземпляр данного вида, полученный нами из Кью, отличался светло-желтыми колосковыми чешуями и коленчато-согнутыми остями на нижних цветковых чешуях. Зерновки всегда плотно охвачены колосковыми чешуями, широкоэллиптические до округлых, красноватые или коричневые, реже светлые. Теста (семенная оболочка) от светло- до темно-коричневой. Бесполые (а иногда мужские) колоски опадают или сохраняются. По мнению Снаудена, отдельные разновидности этого вида произошли из Аравии, Индии или Бирмы и впоследствии были интродуцированы во многие страны, возделывающие сорго, и таким образом широко расселились по земному шару.

Согласно Кларку и Стемлеру (Clark, Stemler, 1975), обугленные зерновки, колоски и фрагменты соцветий *S. bicolor*, датируемые 245 г. н. э., были найдены при археологических раскопках в центральном Судане (местечко Jebel et Tomat, 13°36′ с. ш. и 32°34′ в. д.). В настоящее время этот вид возделывается в Африке, в Восточной Азии, Южной Европе, Австралии и Америке (наиболее широко в США) (здесь и дальше см. карту ареалов — рисунок).

2. *Sorghum saccharatum* (L.) Moench, 1794, Meth. Pl. : 207; Цвелев, 1968, Нов. сист. высш. раст. 5 : 15. — *Holcus saccharatus* L. 1753, Sp. Pl. : 1047; idem, 1771, Mant. Pl. 2 : 500. — *H. dochna* Forsk. 1775, Fl. Aegypt.-Arab. : 174. — *S. dochna* (Forsk.) Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 234; idem, 1936, Cult. Races *Sorghum* : 93. — *S. dochna* var. *technicum* (Koern.) Snowd. 1935, l. c. : 235. — *S. saccharatum* auct. non Moench: Якушевский, 1969, l. c. : 175, quoad syn.: *S. dochna* var. *atrum* et var. *pulchrum.* — Сорго сахарное, местное название: турецкое просо.



Ареал изученных видов *Sorghum*.

1 — *S. bicolor*, 2 — *S. miliiforme*, 3 — *S. saccharatum* convar. *saccharatum*, 4 — *S. saccharatum* convar. *technicum*, 5 — *S. elegans*, 6 — *S. simulans*, 7 — *S. notabile*, 8 — местонахождение типов.

Метелка, как и у *S. bicolor*, рыхлая, редко слегка плотноватая, форма ее либо эллиптическая до продолговатой (convar. *saccharatum*), либо веерообразная (convar. *technicum* (Koern.) Tzvel.). По нашим данным (Иванюкович и др., 1977), средняя длина метелки у 280 образцов живой коллекции, относящихся к convar. *technicum*, составляет в среднем 45.6 и варьирует от 19 до 77 см ($V=23\%$). Колосковые чешуи обоеполых колосков от эллиптических до обратнояйцевидно-продолговатых, от бумажистых при цветках, до тонкокорковидных при плодах, имеющие 4.5—6 (7) мм дл., 3.5 мм шир. Окраска чешуй от красной до коричневой и даже черной. При плодах чешуи закрытые или чаще открытые на верхушках, опушенные возле верхушек и по краям или голые и глянцевитые. Нижняя цветковая чешуя обоеполого колоска имеет ость 5—12 мм длины, реже безостая, лишь заостренная. На фотографии типового экземпляра этого вида, присланной из Кью, просматриваются ости. Зерновки при плодах выступают на верхушке и немного с боков из тесно охватывающих их чешуй, реже — полностью охвачены ими, повторяют форму колосков, по окраске от белых и желтых до красных и коричневых. Семенная оболочка от светло- до темно (тускло)-коричневой. Колоски на ножках — мужские или бесполые, сохраняющиеся. Н. Н. Цвелев (1968) предлагает объединить многочисленные разновидности *S. saccharatum* в 2 группы, различающиеся по хозяйственному использованию растений:

1. Ось метелки довольно длинная, превышает боковые веточки или более или менее равна им по длине . . . . . convar. *saccharatum*.

\+ Ось метелки короткая, значительно короче боковых веточек . . . . convar. *technicum* (Koern.) Tzvel. 1968, Нов. сист. высш. раст. 5 : 15. — *Holcus sorghum* (L.) 1753, Sp. Pl. : 1047, quoad *Holcus glumis villosis*. — *Andropogon sorghum* (L.) Brot. var. *technicus* Koern. 1873, Syst. Uebers. Cer. Leg. : 20. — *Sorghum technicum* (Koern.) Batt. et Trab. 1895, Fl. Algér. (Monocot.) 2 : 128; Рожевиц, 1934, Флора СССР, 2 : 20. — Техническое сорго.

Принятое Снауденом (Snowden, 1936) объединение сахарного и технического сорго в один вид Н. Н. Цвелев (1968) считает правильным, учитывая незначительность различий в строении колосков, общность ареалов, а также существование переходных разновидностей между обеими группами.

Ареал этого вида простирается от Европы и Африки в Азию, Индию, Бирму, Китай и в Америку. В Европе представители convar. *technicum*, имеющие несочные стебли, возделывались для получения веников уже в XVII в. и были известны под названием Broom-Corn. Другие разновидности этого вида, объединяемые в convar. *saccharatum*, имеют сочные сладкие стебли и поэтому используются для приготовления соргового сахара — содержат до 20% плохо кристаллизующихся сахаров и идут для приготовления патоки.

3. *Sorghum miliiforme* (Hack.) Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 237. — *Andropogon sorghum* ssp. *sativus* var. *miliiformis* Hack. 1889, in DC. Monogr. Phaner. 6 : 518. — Сорго боровидное. Местные названия: Junalu, Mtama, Muea, Bhadai, Juar, Bajra, Bardhana.

Метелка продолговатая до овальной, рыхлая или довольно густая, 15—35 см дл., 5—10 (20) см шир. Обоеполые колоски при плодах обратнояйцевидно-закругленные или обратнояйцевидно-продолговатые, 3—3.5 мм дл., 2.5—3 мм шир.; волосистые до мохнатых возле верхушки, по краям и у оснований; голые на спинках чешуй, реже при цветках почти голые. Колосковые чешуи равные или нижняя слегка длиннее, кожистые. Нижняя цветковая чешуя обоеполого колоска пленчатая, с остью до 3 мм длины. Зерновки полушаровидные, при плодах выступают на $^1/_3$—$^1/_2$ из туго охватывающих их чешуй, желтые до коричневых. Эндосперм мучнистый, семенная оболочка от светлой до темно-винно-красной.

Распространение вида приурочено к северо-восточной Индии, вид интродуцирован и в Восточную Африку (Кения).

Из Кью нам прислали гербарный лист с этикеткой: «Herb. Ind. Or. Hook fil. et Thomson Hab. Sikkim» с определением, данным Снауденом: *Sorghum miliiforme* var. *miliiforme*, который можно считать изотипом данного вида.

4. *Sorghum simulans* Snowd. 1935, in Kew Bull. 5 : 237. — Сорго похожее. Местные названия: Kabiliwiri, Mikota, Lupira.

Этот вид был описан на материале, полученном из Ньясаленда (ныне Малави). Он близкородствен *S. bicolor* и, вероятно, произошел путем скрещивания между ним и *S. caffrorum* (Retz.) Beauv., а возможно, и с *S. caudatum* Stapf (Snowden, 1936).

Метелка рыхлая или довольно густая, овальная до эллиптической, иногда щитковидная, 15—30 см дл., 10—15 см шир. Обоеполые колоски от обратнояйцевидно-продолговатых до обратнояйцевидных, с довольно длинной сплюснутой верхушкой, при плодах 4—5 мм дл., 3.5—4 мм шир., от бледно-соломенных до красновато-коричневых, а на верхушках — до ржаво-коричневых, практически голых; колосковые чешуи равные или нижняя длиннее, кожистые, с неясной нервацией даже на верхушках. Нижняя цветковая чешуя цельная или короткодвулопастная, заостренная. Зерновки при плодах выставлены на $^1/_2$ их длины из не слишком тесно (по сравнению с *S. bicolor*) охватывающих их чешуй, равны им по длине или слегка превышают их, 4.5 мм дл., 3—3.5 мм шир., с ясно выраженным носиком на верхушке, более выпуклые на спинке, чем на брюшной стороне; от красновато-желтых до коричневых, еще более темнеющих при созревании. Эндосперм белый и мучнистый. Бесполые или мужские колоски остаются. Распространение этого вида ограничено Ньясалендом. Типом данного вида является экземпляр с этикеткой: «O. H. M. S. Kabiliwiri. Plot. C. № 4, 1925/26», хранящийся в Кью.

5. *Sorghum elegans* (Koern.) Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 238. — *Andropogon sorghum* var. *elegans* et var. *baumanni* Koern. in Baumann, 1891, Usambara, 318. — Сорго изящное. Местные названия: Kibamba, Dihwàli, Tondomanga, Gundogungo, Jobere, Shware.

Метелки продолговатые, эллиптически-продолговатые до ланцетных, главным образом рыхлые, но иногда довольно плотные, 15—40 см дл., 8—15 см шир. Обоеполые колоски широко-обратнояйцевидные до ромбовидных, при плодах 4.5 мм шир., голые и глянцевые. Колосковые чешуи обоеполых колосков почти равные, с нервацией, часто едва видимой даже на верхушках. Цветковые чешуи безостые, нижняя — эллиптически-продолговатая или широкоэллиптическая, 3.5—4.5 мм дл., с двумя-тремя нервами, верхняя — яйцевидная, 3—4 мм дл., полностью или очень короткодвулопастная, заостренная. Зерновки при плодах на $^1/_2$ своей длины выступают из чешуй, (3) 4—6 мм дл., 3—5 мм шир., яйцевидные, широкозакругленные до обратнояйцевидных; белые, кремовые или красные. Эндосперм роговидный до кремнистого, за исключением центральной части. Бесполые колоски сохраняются. По форме обоеполых колосков вид напоминает *S. bicolor*, но отличается безостой нижней цветковой чешуей и сильно выставленными зерновками. Распространение этого вида в настоящее время ограничено районом северо-восточного побережья Танганьики в Восточной Африке и Дагомеей — в Западной Африке.

Для уточнения признаков нами был изучен типовой экземпляр этого вида, присланный из Кью с этикеткой: «Baumann No 1a, n. Usegua. *Andropogon sorghum* var. *elegans* Koern. Tanganjika Tondomanga» и определенный Снауденом как *Sorghum elegans* var. *elegans* (Koern.) Snowd.

6. *Sorghum notabile* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 239. — Сорго заметное. Местные названия: Laben Rakumi, Kaij Tandok, Naggad El Nur.

Метелка рыхлая, от эллиптически-продолговатой до обратнояйцевидно-эллиптической, 20—40 (редко 50) см дл., 5—12 см шир. Обоеполые колоски эллиптические до узко-обратнояйцевидных, 3.5—4 мм шир. при плодах. Колосковые чешуи равные, кожистые, голые и по всей длине глянцевые, с нервацией, плохо заметной возле более тонких верхушек. Цветковые чешуи эллиптические до продолговатых, цельные или корот-

кодвулопастные, заостренные. Зерновки при плодах 5—6 мм дл., 3—4.5 мм шир., намного длиннее тесно охватывающих их чешуй, выступают из них на $^1/_2$ своей длины, обратнояйцевидно-эллиптические или обратнояйцевидные, беловатые, серые или красные. Семенная оболочка от светло- до темно-коричневой. Бесполые колоски опадающие. Этот вид распространен только в южных районах Судана и Северной Нигерии.

В период работы мы пользовались консультациями кандидата биологических наук О. Н. Бондаренко, за что искренне ей благодарны.

ЛИТЕРАТУРА

Иванюкович Л. К., Ю. А. Доронина. (1978). О классификации двух культурных видов сорго: *Sorghum bicolor* (L.) Moench и *S. saccharatum* (L.) Moench. Бюлл. ВИР, 81. — Иванюкович Л. К., Е. С. Якушевский, М. Л. Аристархова. (1977). О внутривидовой изменчивости и корреляции количественных признаков у некоторых культурных видов *Sorghum* Moench subgen. *Sorghum*. Бюлл. ВИР, 66. — Цвелев Н. Н. (1968). Заметки о злаках флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 5. — Clark J. D., A. Stemler. (1975). Early domesticated *Sorghum* from Central Sudan. Nature, 254, 17. — Hackel E. (1889). *Andropogoneae*. In: DC. Monographiae Phanerogamarum. 6. Parisiis. — Snowden J. D. (1936). The cultivated Races of *Sorghum*. London.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова, Ленинград.

Получено 5 VI 1978.

УДК 582.972+582.998 (571.15)

И. Э. Блузманас, Н. И. Золотухин, Н. П. Кузнецова

О ДВУХ РЕЛИКТОВЫХ РАСТЕНИЯХ *GALIUM PARADOXUM* MAXIM. (*RUBIACEAE*), *CARPESIUM TRISTE* MAXIM. (*ASTERACEAE*) НА АЛТАЕ

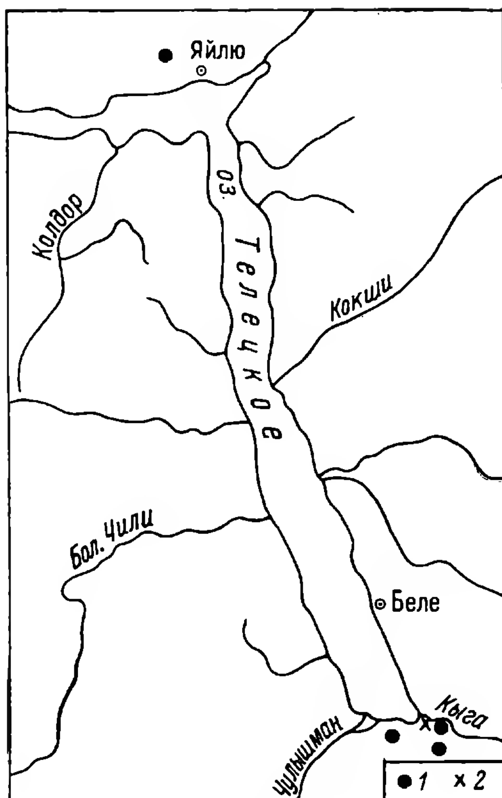
I. E. BLUZMANAS, N. I. ZOLOTUKHIN, N. P. KUZNETSOVA. ON TWO RELICT PLANTS IN ALTAI — *GALIUM PARADOXUM* MAXIM. (*RUBIACEAE*), *CARPESIUM TRISTE* MAXIM. (*ASTERACEAE*)

Сообщается о распространении на Алтае двух плиоценовых реликтов. *Carpesium triste* Maxim. приводится для Сибири впервые.

В процессе флористических исследований на территории Алтайского государственного заповедника нами выявлен ряд новых для Алтая видов, а также новые местонахождения редких видов растений. Два из них являются плиоценовыми реликтами, имеющими на Алтае изолированные местонахождения, далеко оторванные от основного ареала.

1. *Galium paradoxum* Maxim. Это преимущественно маньчжурское растение, на Алтае впервые было собрано М. А. Мартыненко (1941) между р. Кыга и ее левым притоком р. Баяс. Указанное местообитание находится в пределах Телецкого рефугиума неморальной растительности (Куминова, 1957, 1960). Кроме долины р. Кыги, вид собран нами в других местах по берегам Телецкого озера.

Вост. Алтай, южн. оконечность Телецкого оз., гора Туолок, р. Муза, 700 м над ур. м., с.-в. склон, пихтовый лес, 4 VII 1976, Н. И. Золотухин, В. П. Шичков; сев. берег Телецкого оз., пос. Яйлю, с.-в. склон горы Известковой, 800 м над ур. м., кедрово-пихтовый лес, 6 IX 1975, Н. Золотухин, В. Кошелев (см. рисунок).



Распространение на территории Алтая *Galium paradoxum* Maxim. (*1*) и *Carpesium triste* Maxim. (*2*).

2. *Carpesium triste* Maxim. В пределах основного ареала (Маньчжурия, Япония, п-ов Корея) карпезиум печальный тяготеет к дубовым лесам (Комаров, 1950). В СССР вид ранее был известен из Уссурийского района и с Южных Курильских островов (Голубкова, 1959; Нечаева, 1974). Для Сибири приводится впервые.

Вост. Алтай, лев. берег р. Кыги, 1 км от устья, 440 м над ур. м., сосново-березовый лес в пойме, 10 VIII 1977, И. Э. Блуэманас, Н. П. Кузнецова (см. рисунок).

Цитируемые выше образцы хранятся в гербарии Алтайского государственного заповедника. Дублеты переданы в Гербарий Центрального Сибирского ботанического сада в г. Новосибирске.

ЛИТЕРАТУРА

Голубкова В. Ф. (1959). *Carpesium* L. Флора СССР, XXV. — Комаров В. Л. (1950). Флора Маньчжурии, 3. — Куминова А. В. (1957). Телецкий рефугиум третичной растительности. Изв. Вост. филиалов АН СССР, 2. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Мартыненко М. А. (1941). Новый представитель реликтовой флоры Алтая. ДАН СССР, 31, 9. — Нечаева Г. И. (1974). *Carpesium* L. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов.

Алтайский государственный заповедник,
пос. Яйлю.

Получено 21 XI 1977.

УДК 92 : 582 (47+57)

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ФЕДОРОВ

К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности

R. V. KAMELIN, S. K. CHEREPANOV. ANDREY ALEKSANDROVICH FEDOROV TOWARDS 70TH BIRTHDAY AND 50TH ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC ACTIVITY

Исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научной и научно-общественной деятельности одного из виднейших и авторитетнейших наших ботаников — выдающегося флориста, систематика и ботанико-географа, члена-корреспондента АН СССР, заведующего лабораторией систематики и географии высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Андрея Александровича Федорова.

Родился Ан. А. 30 октября 1908 г. в Твери (ныне г. Калинин), где в 1929 г. окончил курс Педагогического института. Как и многие русские ботаники, Ан. А., образно говоря, «ботаником родился», но рождению этому способствовало то, что школу ботанической науки он прошел у известного геоботаника и ботанико-географа А. П. Ильинского, который одновременно ввел в науку и двух других «ботаников от рождения» — брата Андрея Александровича — Александра Александровича Федорова и С. А. Невского. Прекрасный педагог, А. П. Ильинский всемерно способствовал самостоятельности своих учеников, и первые научные труды Ан. А. написаны им еще на студенческой скамье. В наиболее известной из этих работ в соавторстве с братом — «К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений Пинежской флоры» (1929) — подробно охарактеризован один из замечательных участков реликтового произрастания лесостепных элементов далеко на севере, в глубине тайги.

По окончании института Ан. А. начинает работу на Сухумской станции Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (ныне ВИР), куда он был приглашен Н. И. Вавиловым. Знакомство и общение с этим замечательным ученым и человеком в годы необычайного подъема прикладной ботаники в самом центре «советских субтропиков» Закавказья сыграло в жизни Андрея Александровича большую роль. Именно здесь, на Кавказе, он избрал и свой путь в науке — сочетание глубоких монографо-систематических исследований с разработкой кардинальных проблем географии растений. Начав работу на Кавказе с прикладных исследований (австралийские акации, жасмин, мушмула), Ан. А., особенно после переезда в Армению, переходит к работе систематика и ботанико-географа. Предметом его исследований как систематика становятся дикие высокогорные горохи Кавказа (на эту тему в 1938 г. он защитил кандидатскую диссертацию), миндали и особенно кавказские виды груш (исследование которых стало предметом его докторской диссертации, защищенной в 1943 г.). В Армении Ан. А. выполнил и серию работ по растительному покрову высокогорий: работал на вершинах гор Малого Кавказа — Алагёзе и Капуджихе. Серия этих работ была блестяще завершена Ан. А. исследованием «История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы» (1952), где убедительно доказан преимущественно автохтонный характер развития горных флор Евразии и выявлены фактологические и идейные заблужде-

ния миграционистского подхода к истории растительного покрова. Ан. А. были вскрыты самые основы теоретических построений «миграционистов» как в отношении эволюции растительного покрова, и в частности видообразования, так и в отношении геологической и географической базы их построений. Этой работой Ан. А. Федоров по существу завершил кавказский период своей деятельности, во время которого было сделано чрезвычайно много для познания флоры Кавказа и для развитии ботаники на Кавказе, и прежде всего в Армении, где Ан. А. совместно с А. Л. Тахтаджяном опубликовал первую на армянском языке флористическую сводку — двухтомную «Флору Еревана» — и где он длительное время работал ученым секретарем Ботанического института и заведующим отделом систематики и географии. Но работы по флоре Кавказа продолжались Ан. А. и после того, как по приглашению В. Л. Комарова он переехал в Ленинград. Здесь он принял участие в составлении «Флоры СССР», в которой выполнил обработки двух крупных семейств — *Primulaceae* и *Campanulaceae*, обработал сложный род *Anthemis* и совместно с И. А. Линчевским — род *Amygdalus*, а также в ряде экспедиций, организованных БИНом, в частности Ферганской экспедиции и экспедиции в Саяны.

Работая в БИНе, Ан. А. стал одним из ведущих систематиков и флористов страны. Он активно участвовал в создании республиканских флор — «Флоры Азербайджана», «Флоры Армении», «Флоры БССР», а также сводки «Деревья и кустарники СССР». В двух важных изданиях последних десятилетий — «Флоре европейской части СССР» и «Флоре Кавказа» — Ан. А. Федоров выступает уже в качестве главного редактора, оставаясь и активным автором. Задуманное и организованное им издание «Флоры европейской части СССР» стало новым этапом в познании флоры нашей страны в целом и фундаментальным вкладом советских ботаников в познание флоры Европы, особенно ценным в связи с близким завершением крупнейшего международного издания «Flora Europaea», в котором Ан. А. также принял активное участие и как автор, и как региональный редактор.

Исключительно высок авторитет Андрея Александровича и как монографа-систематика многих очень трудных групп мировой флоры, прежде всего семейств *Campanulaceae*, *Primulaceae*, *Dipterocarpaceae*, а также родов *Pyrus*, *Amygdalus*, *Vicia*, *Anthemis* и др. Систематическим работам Ан. А. всегда свойственны высокая оригинальность, четкость и ясность принципов построения систем и всесторонняя их обоснованность.

Огромный вклад внес Ан. А. в познание растительного покрова зарубежной Азии. После длительных путешествий в Китай (1955, 1957), Шри Ланка (1959), Индонезию (1961) Ан. А. стал одним из крупнейших в мире знатоков тропической флоры и растительности (в нашей же стране — одним из лучших знатоков тропиков). Он много сделал для познания экологии и фитоценологии влажнотропических лесов. В серии работ им убедительно обоснованы наличие влажнотропического леса на его северных пределах в Южном Китае и принципиальная общность таких лесов Китая с классическими влажными тропическими лесами Шри Ланка и Индонезии. По оригинальным данным и с использованием всех возможных литературных источников Ан. А. были даны общие обзоры флоры и растительности Китая, проанализированы основные элементы флоры, показано своеобразие эволюционных процессов на контакте тропиков и субтропиков и нарисована реальная картина автохтонного преобразования флоры в этом богатейшем из рефугиумов третичной растительности (1957, 1964). В коллективной сводке по физической географии Китая (1964) Ан. А. на фоне общего очерка растительного покрова южной и восточной частей страны обосновал новое, детальное ботанико-географическое районирование этой сложнейшей территории, в котором, в частности, предложил выделение двух подобластей Восточноазиатской области, четырех провинций Голарктиса и трех провинций Палеотрописа.

В работах по флоре Китая Андрей Александрович убедительно показал своеобразие процессов видообразования во влажных тропиках, где экологическая изоляция преобладает над географической, где полнее выра-

жены ряды родственных таксонов в пределах одних и тех же формаций, а популяции многих видов чрезвычайно малочисленны. Эти явления были в дальнейшем продемонстрированы и объяснены Ан. А. Федоровым в серии специальных исследований, в основном на базе таксонов тропического семейства *Dipterocarpaceae*. Андреем Александровичем была вскрыта генетическая основа своеобразия этих процессов в тропиках, их подчиненность закону гомологических рядов Н. И. Вавилова и доказана ограниченная роль процессов естественного отбора, идущих в тропиках. Эти идеи Ан. А. принадлежат к числу наиболее важных теоретических обобщений, выдвинутых в последние десятилетия в географии и эволюции растений. Столь же важны идеи Ан. А. и в отношении эволюции растительных сообществ, в частности преимущественного значения вычленения синузий в процессе смен тропической растительности субтропической и умеренной как по направлению смен в зональном, так и в вертикально-поясных рядах преобразований ценозов.

При столь ярко выраженном теоретическом складе ума Ан. А. Федоров, верный заветам своих учителей, никогда не замыкался в теории, но отдал значительную дань разработке сугубо прикладных вопросов как в исследовании растительных ресурсов СССР, особенно дикорастущих плодовых и красильных растений, так и в создании справочных пособий и руководств (среди них лучшая в мировой литературе сводка, вышедшая под его редакцией, «Хромосомные числа цветковых растений»), и, наконец, в популяризации ботанической науки, примерами чему стали книга «Два года в Саянах» и статьи о Н. И. Вавилове и Н. А. Буше.

Огромная эрудиция, разнообразие подходов к познанию растительного мира, глубокая оригинальность суждений, наконец, гуманистический склад всей натуры всегда привлекали к Ан. А. Федорову ученых, в том числе молодежь. Непосредственных своих учеников и всех общавшихся с ним молодых ботаников Ан. А., совершенно не подавляя авторитетом, свободно и легко вводит в подлинную науку. Поэтому лаборатория, возглавляемая им, — одно из наиболее активных ботанических учреждений в СССР, тематика же работ ее вполне отвечает широте интересов руководителя.

Научная и научно-общественная деятельность выдающегося ученого, руководителя коллектива, коммуниста, члена-корреспондента АН СССР Ан. А. Федорова была высоко оценена правительством. Он награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени и медалями. Ботаники назвали в честь Ан. А. Федорова многие виды и один род растений. На X, XI, XII международных ботанических конгрессах Ан. А. был руководителем секции, а на двух последних был избран в число почетных вице-президентов.

Труд, нелегкий, но приносящий при честном служении науке ни с чем не сравнимое счастье, труд ученого — был и остается основой жизни Андрея Александровича. Здоровья и бодрости, новых больших успехов в трудах желают Андрею Александровичу все его многочисленные друзья и ученики.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ АН. А. ФЕДОРОВА

1927. О распределении сорняков по склону. Изв. Тверск. пед. инст., 3 : 73—85. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

1929. К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 59, 3 : 55—102. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Экскурсия на выгон в окрестностях г. Твери (руководство для учителей). Общ. изуч. Тверск. края. 36 с. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

1930. К вопросу о зимостойкости австралийских акаций в условиях Черноморского побережья Кавказа. — Советские субтропики, 3—4 : 63—74.

1934. Жасмин. — Советские субтропики, 1—2 (14—15) : 190—196.

1936. Nova species generis *Amygdali* L. in Armenia sponte crescens. Feddes Repert., 40 : 288. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

1937. К морфологии цветков некоторых видов *Acacia*. Тр. прикл. бот. ген. сел., сер. 1, 2 : 223—240.

Мушмула Кавказа (монографический обзор). Тр. Арм. фил. АН СССР, сер. биол. 5, 2 : 21—60. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Новый вид груши из лесов Талыша. Тр. Арм. фил. АН СССР, сер. биол., 5, 2 : 206—208.

Manipulus Amygdalarum novarum vel minus cognitarum Armeniae. Тр. Арм. фил. АН СССР, сер. биол., 5, 2 : 197—201. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Neue Arten und Neuheiten der kaukasischen Flora. Feddes Repert., 42 : 303—304. (Совместно с С. Г. Тамамшян).

1938. Новый вид груши из Южной Армении. Сб. Научн. трудов Бот. общ. АрмССР, 1 : 5—6.

Новый вид ржи из Армении. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 8 : 4—10.

1939. Дикие высокогорные горохи Кавказа. (К построению филогенетической системы трибы *Vicieae*). Тр. Биол. инст. Арм. фил. АН СССР, 1 : 39—70.

Об издании «Флоры Еревана» и «Флоры Армении». Тр. Биол. инст. Арм. фил. АН СССР, 1 : 70—73.

1940. Капуджих (фитогеографический эскиз). Изв. Арм. фил. АН СССР, 4—5 : 201—221.

1941. Род Миндаль — *Amygdalus* L. Фл. СССР, 10 : 522—547. (Совместно с И. А. Линчевским).

Четыре новых вида растений флоры Армении. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 56—69.

1942. Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. фил. АН СССР, 10 (23—24) : 137—155.

Дикие миндали Армении (монографический обзор). Изв. Арм. фил. АН СССР, 1—2 (15—16) : 131—157.

1945. Околоснежная растительность горы Арагац (Алагез) в Армении. Сов. бот., 13, 4 : 13—23.

1946. Атлас рисунков к «Флоре Еревана». Ереван, Изд. АН АрмССР. 213 с., 209 таблиц. [На армянск. яз.]. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Памяти А. П. Ильинского. Сов. бот., 14, 3 : 208—211. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Флора Еревана. Определитель растений окрестностей Еревана. Ред. чл.-корр. АН ГрузССР проф. Д. И. Сосновский. Ред. армянск. перевода засл. деят. науки АрмССР А. Г. Араратян. Ереван, Изд. АН АрмССР. 494 с. [На армянск. яз.]. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

1947. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР. Л. 72 с.

1948. Новые ферганские растения. Бот. ж., 33, 1 : 25—39.

Памяти П. С. Панютина (1889—1946). Бот. ж., 33, 2 : 266—269.

1949. Заметка о новом виде клевера из Армении. Бот. ж., 34, 2 : 163—166. (Совместно с С. Г. Тамамшян).

Краткий отчет о III-й конференции по истории флоры и растительности СССР. Бот. ж., 34, 1 : 108—123. (Совместно с Б. А. Тихомировым и И. В. Грушвицким).

Новый вид ромашки с вершины Арарата. Бот. ж., 34, 3 : 290—292.

Яблоня Южной Киргизии. Сб.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. Тр. Южно-Киргиз. экспед., 1 : 218—253. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Chamaemelum melanolepis Boiss. et Buhse — малоизвестный вид субнивальной флоры Кавказа и Передней Азии. Бот. мат. (Ленинград), 11 : 165—172.

1950. Красильные растения СССР. В кн.: Растительное сырье, 1. Технические растения: 349—402. (Совместно с Б. Я. Розен). На юбилее проф. М. М. Ильина. Бот. ж., 35, 2 : 220—222.

Род Груша — *Pyrus* L. В кн.: Д. И. Сосновский, Л. Б. Махатадзе. Краткий определитель деревьев и кустарников Армянской ССР : 25—28.

Род Фиалка — *Viola* L. Фл. БССР, 3 : 412—424.

Sredinskya Fed. — новый род сем. Первоцветных. Бот. мат. (Ленинград), 13 : 199—203.

1951. Два года в Саянах. М., Географгиз, 349 с. (Совместно с Ал. А. Федоровым).

Дикорастущие груши СССР и их значение для селекции и гибридизации. В кн.: Мат. 1-го Всесоюзн. совещ. ботаников и селекционеров, 1 : 127—139.

1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. изуч. четвертичн. периода, 3 : 49—86.

Комментарии №№ 1, 3, 4, 6, 14, 36, 40, 87, 93, 94, 98, 113, 121, 124—127, 129, 136, 138, 141, 152, 179. В кн.: А. А. Гроссгейм. Фл. Кавказа, изд. 2-е, 5 : 421—453.

Род Дряквенник — *Dodecatheon* L. Фл. СССР, 18 : 290—292.

Род Кауфманния — *Kaufmannia* Rgl. Фл. СССР, 18 : 203—208.

Род Кортуза — *Cortusa* L. Фл. СССР, 18 : 242—249.

Род Первоцвет — *Primula* L. Фл. СССР, 18 : 111—202.

Род Срединския — *Sredinskya* (Stein) Fed. Фл. СССР, 18 : 202—203.

Сем. Первоцветные — *Primulaceae* Vent. Фл. СССР, 18 : 108—111.

Diagnoses plantarum novarum in tomo XVIII Florae URSS commemoratarum. Фл. СССР, 18 : 723—728, 731—732.

1953. Новые кавказские и иранские виды колокольчиков. Бот. мат. (Ленинград), 15 : 373—380.

Новый вид рода астрагал из юго-восточного Закавказья. Докл. АН АзССР, 9, 10 : 605—607. (Совместно с Р. Я. Рзазаде).

Роды *Primula* и *Cortusa*. Критические заметки к №№ 3738, 3739a, 3739b, 3740, 3741—3747, 3747, 3752, 3753. Список раст. Герб. фл. СССР, 12 : 135—145, 147—148.

1954. Новые и критические виды рода *Astragalus* L. Бот. мат. (Ленинград), 16 : 221—232. (Совместно с Ал. А. Федоровым и Р. Я. Рзазаде).

Род *Astragalus* L. — Астрагал (ключ для определения видов и трагакантовые астрагалы). Фл. Азербайджана, 5 : 329—338, 367—379.

Род Груша — *Pyrus* L. Деревья и кустарники СССР, 3 : 378—414.

Род *Pyrus* L. — Груша. Фл. Азербайджана, 5 : 37—49.

Сем. *Campanulaceae* — Колокольчиковые. В кн.: П. Ф. Маевский. Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 8-е : 543—549.

Сем. *Lobeliaceae* — Лобелиевые. В кн.: П. Ф. Маевский, цит. соч. : 549.

Сем. *Primulaceae* — Первоцветные. В кн.: П. Ф. Маевский, цит. соч. : 416—422.

Справочное пособие по систематике высших растений, 1. М.—Л., 109 с. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1955. Роды *Pyrus*, *Primula* и *Kaufmannia*. Критические заметки к №№ 3968, 3970a, 3970б, 3971, 3972. Список раст. Герб. фл. СССР, 13 : 106—110.

1956. В тропиках и субтропиках Китая. (Из отчета участников совместной Китайско-Советской биологической экспедиции. Март—август 1955 г.). Бот. ж., 41, 8 : 1235—1265. (Совместно с И. А. Линчевским и М. Э. Кирпичниковым).

1957. Роды *Vavilovia* и *Campanula*. Критические заметки к №№ 4130, 4185a, 4185b, 4186a, 4186b, 4187a, 4187b, 4188, 4189a, 4189b, 4190, 4191a, 4191b, 4192. Список раст. Герб. фл. СССР, 14 : 91—92, 118—125.

Сем. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. Фл. СССР, 24 : 126—450.

Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. В кн.: 10 лет со дня смерти В. Л. Комарова : 24—50.

Diagnoses plantarum novarum in tomo XXIV Florae URSS commemoratarum. Фл. СССР, 24 : 459—475.

1958. Влажнотропические леса Китая. Бот. ж., 43, 10 : 1385—1408.

Китайско-советские флористические и фаунистические исследования в Юньнани. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 752—755. (Совместно с В. В. Поповым).

О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.). Мат. ист. фл. растит. СССР, 3 : 230—248.

Сем. *Malaceae* — Яблоневые (кроме рода *Sorbus*). Фл. Армении, 3 : 217—255, 285—303.

Сем. *Rosaceae* — Розоцветные (кроме родов *Alchemilla* и *Rubus*). Фл. Армении, 3 : 26—37, 66—142, 172—216.

Справочное пособие по систематике высших растений, 1 [на китайск. яз. под ред. проф. Куанга], 109 с. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

1959. Древесные эпифиты и фикусы-удушители в тропических лесах Китая. Бот. ж., 44, 10 : 1409—1424.

Флора Юго-Западного Китая. [Отдельная брошюра, изданная в КНР].

Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. Acta Bot. Sin., 8, 2 : 161—176.

1960. Диптерокарповый экваториальный влажнотропический лес Цейлона. Тр. Моск. общ. испыт. прир., 3 : 305—332.

На родине чая. В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Сб. посвящ. памяти Н. И. Вавилова : 302—306.

1961. Предисловие к русскому изданию книги Ричардса «Тропический дождевой лес» : 5—13.

Род Пупавка — *Anthemis* L. Фл. СССР, 26 : 9—66.

Сем. *Campanulaceae* Juss. — Колокольчиковые. Фл. Азербайджана, 8 : 124—173.

Физико-географический очерк Центральных Саян. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, 9 : 9—48.

Diagnoses plantarum novarum in tomo XXVI Florae URSS commemoratarum. Фл. СССР, 26 : 865—870.

(*Рец.*) Schweirfurth U. Die horizontale und verticale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Бот. ж., 46, 1 : 145—148.

1962. Советские ботаники в Индонезии (1961 г.). Бот. ж., 47, 12 : 1844—1849.

1963. [Воспоминания о Н. И. Вавилове]. В кн.: Рядом с Н. И. Вавиловым : 172—182. Сб. «Гордость сельскохозяйственной науки». М., «Сов. Россия».

On the taxonomical and floristical works published in the USSR during the last fifteen years (1945—1961). Webbia, 18 : 501—562. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

1964. Новый вид рода *Primula* L. с гор Памира. Нов. сист. высш. раст. : 258—262.

Сем. *Campanulaceae* — Колокольчиковые. В кн.: П. Ф. Маевский. Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 9-е : 526—531.

Сем. *Lobeliaceae* — Лобелиевые. В кн.: П. Ф. Маевский, цит. соч.: 531.

Сем. *Primulaceae* — Первоцветные. В кн.: П. Ф. Маевский, цит. соч.: 402—408.

Флора и растительность Китая. Восточная часть страны. В кн.: Физ. геогр. Китая : 234—379. «Мысль».

Structure of a tropical rain forest and speciation in the humid tropics. Tenth Intern. Bot. Congress. Abstracts of papers : 518. Edinburgh.

1965. Изучение флоры СССР, достижения и перспективы. Бот. ж., 50, 10 : 1365—1373. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном и А. И. Толмачевым).

Новый вид рода *Campanula* L. из Дагестана. Нов. сист. высш. раст. : 237—240.

1966. О некоторых видах из подрода *Aleuritia* (Duby) Wendelbo рода *Primula* L. Нов. сист. высш. раст. : 191—196.

Роды *Anabasis*, *Gypsophila*, *Allochrusa*, *Physoptychis*, *Reaumuria*, *Primula*, *Campanula*, *Centaurea*. Критические заметки к №№ 4563, 4565, 4566, 4572, 4595, 4601, 4602, 4633, 4676. Список раст. Герб. фл. СССР, 16 : 85—87, 89, 102, 105, 106, 120, 138.

The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecology, 54 : 1—11. Oxford.

1967. Н. И. Вавилов и значение его исследований мировых растительных ресурсов. (К 80-летию со дня рождения). Растит. ресурсы, 3, 2 : 290—293.

Роды *Cypripedium*, *Salix*, *Aquilegia*, *Anemone*, *Onobrychis*, *Viola*, *Schultzia*, *Pyrola*, *Primula*, *Scutellaria*, *Campanula*, *Anthemis*, *Saussurea*. Критические заметки к №№ 4805, 4806, 4812, 4813, 4815, 4816, 4824, 4829, 4832—4834, 4838, 4861, 4863, 4878. Список раст. Герб. фл. СССР, 17 : 54—56, 59—63, 66, 68—74, 84—86, 93.

1969. Н. А. Буш как систематик и флорист. (К 100-летию со дня рождения). Бот. ж., 54, 11 : 1642—1646.

Floristics in USSR. Eleventh Intern. Bot. Congress. Abstracts of papers : 59. Seattle, USA.

1971. Floristics in USSR. Bio Science (Amer. Inst. Biol. Sci.), 21, 11 : 514—521. Washington, USA.

1972. Дождевые леса. Большая советская энциклопедия, изд. 3-е, 8 : 39.

Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины, изд. 2-е, перераб. и доп. Л., «Наука». 394 с. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Флористические работы в СССР. Комаровские чтения, Ботанический институт АН СССР, 24 : 35—48.

1973. [Воспоминания о Н. И. Вавилове]. В кн.: Рядом с Н. И. Вавиловым. Сборник воспоминаний, изд. 2-е, доп. : 176—182. М., «Сов. Россия».

Род *Primula* L. — Первоцвет. Фл. Армении, 6 : 22—32.

Campanula L. Bot. J. Linn. Soc., 67, 3 : 281.

1974. Введение, главнейшая и вспомогательная литература, районы «Флоры», ключ для определения семейств, описания высших таксонов (от отделов до порядков). Фл. европ. части СССР, 1 : 7—54, 59—60, 62, 68, 72, 97, 98, 100, 101, 115, 116.

1975. *Campanulaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 70, 1 : 1—17.

1976. Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и видообразование во влажных тропиках. Изв. АН СССР, сер. биол., 5 : 705—715.

Azorina Feer. Flora Europaea, 4 : 93. Cambridge.

Campanula L. Flora Europaea, 4 : 74—93 (species 1—104). Cambridge.

1977. Тропические леса. Большая советская энциклопедия, изд. 3-е, 26 : 46.

On Speciation in the Humid Tropics: some new data. Gardens' Bull. (Tropical Botany. Essays presented to E. J. H. Corner for his seventieth birthday, 1976, compiled by D. J. Mabberley and Chang Kiaw Lan), 29 : 127—137. Singapore.

1978. Сем. *Campanulaceae* Juss. — Колокольчиковые. Фл. европ. части СССР, 3 : 213—238.

Сем. *Lobeliaceae* Juss. — Лобелиевые. Фл. европ. части СССР, 3 : 239.

ГЛАВНЕЙШИЕ ИЗ РАБОТ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ АН. А. ФЕДОРОВА

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 2-е.
1952, т. 5 (*Rosaceae —Leguminosae*), 453 с., 528 карт.
1962, т. 6 (*Geraniaceae—Araliaceae*), 424 с., 300 карт.
1967, т. 7 (*Umbelliferae—Scrophulariaceae*), 494 с., 620 карт.
1969. Хромосомные числа цветковых растений. Л., «Наука», 926с.
Флора европейской части СССР, Л., «Наука».
1974, т. 1, 403 с.
1976, т. 2, 236 с.
1978, т. 3, 258 с.

Р. В. Камелин, С. К. Черепанов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.998

V. Feráková. The genus *Lactuca* L. in Europe. Univerzita Komenského. (Bratislava), 1977 : 1—122. (**В. Феракова.** Род *Lactuca* L. в Европе, 1977)

M. KIRPICZNIKOV. (A REVIEW)

Книга посвящена ревизии европейских видов рода *Lactuca* L.

Итог своих исследований по данному роду В. Феракова отразила в издании «Flora Europaea» (vol. 4, 1976), для которого она обработала этот род.

В рецензируемой работе очень хорошо составленное «Резюме» (Abstract) предваряет весь остальной текст, который открывается кратким «Введением». В нем поясняется, что автор основывался преимущественно на гербарном материале и литературе, хотя некоторые критические виды были изучены также в поле и в эксперименте (в 1970 г. В. Феракова опубликовала работу, посвященную биосистематическому исследованию секции *Lactucopsis*).

Следующие небольшие разделы предшествуют собственно таксономической части работы, это: «Оригинальное (линневское) описание рода», «Расширенная (авторская) характеристика рода», «Исторический обзор», «Географическое распространение» (преимущественно на территории Европы, с картой), «Экологические связи», «Морфологические особенности», «Обзор генетических исследований рода», «Данные цитологии», «Заметки» о жизненном цикле, характере размножения, опыления, завязывания и прорастания плодов, а также о ранних стадиях онтогенеза.

Вся эта «дотаксономическая» часть книги В. Фераковой занимает страницы с 7 по 38.

Остановимся на некоторых разделах этой части работы.

Исторический обзор открывается повторением замечания Бэбкока, сделанных им по поводу рода *Crepis*: его номенклатурная история отражает колебания между дробительством и укрупнительством. Упоминая об основных работах от Линнея до наших дней, связанных с внутриродовым делением и границами рода в целом, Феракова приходит к выводу, что в роде *Lactuca* (для Европы) следует признавать 4 секции: *Phaenixopus* (Cass.) Benth., *Mulgedium* (Cass.) C. B. Clarke, *Lactucopsis* (Sch.-Bip. ex Vis. et Panč.) Rouy и *Lactuca* с подсекциями *Lactuca* и *Cyanicae* DC. По моему убеждению, ранг секции для указанных таксонов явно недостаточен и точка зрения Бэбкока, Стеббинса и Дженкинса, которые считали их подродами, более убедительна. Трудно дать точную рекомендацию, что считать секцией, а что подродом. Однако если взять в качестве примера *Mulgedium*, то все виды, объединяемые этим таксоном, настолько легко отличаются от типичных *Lactuca*, что признание за *Mulgedium* даже ранга рода, как это делали и делают поныне многие систематики, не кажется преувеличением.

Из выводов, сделанных в связи с изучением географии европейских *Lactuca*, отметим следующий: современное распространение как будто указывает на то, что в настоящее время центром происхождения видов является Средиземноморская область. Виды *Lactuca* встречаются от побережья до 2500 м над ур. м., многие из них кальцифилы.

В разделе морфологии выделены следующие тексты «Корень и подземный стебель», «Цветущий стебель», «Листья», «Соцветия и цветок», «Плод», «Хохолок». Я не убежден в правильности замечания Фераковой, будто подземные органы *Lactuca* обычно маловажны в таксономическом отношении.

Насыщены информацией разделы, посвященные генетическим и цитологическим исследованиям в роде *Lactuca*. Приведена идиограмма 9 видов. Указывается, что по числам хромосом в роде можно выделить 3 группы: с n=8 (преимущественно виды гор Европы и Гималаев), с n=9 (Индия, Средиземноморье, большинство видов из различных европейских областей) и с n=17 (Северная Америка от Канады до Флориды).

В заметках о жизненном цикле сообщается об интересном факте: семянки *Lactuca* часто прорастают поздней осенью без какого-либо периода покоя. Много внимания уделено процессу завязывания плодов и их всхожести, а также ранним стадиям онтогенеза.

В целом часть, предшествующая таксономии, представляет собой полноценный, хотя и очень сжатый очерк характерных морфологических и биологических особенностей видов рода.

Бо́льшую часть труда В. Фераковой занимает таксономии. Она открывается перечислением принятых секций и ключом для определения видов. Далее следует описание 17 европейских видов, составленное в основном по следующей схеме: принимаемое название, базионим (если он есть), синонимы, эксикаты, исследованные образцы, изображения, краткое описание, время цветения, вариабельность, данные о распространении (с комментариями), экологии и участии в фитоценозах. Для каждого вида (а иногда и подвида) имеется схематическая карта его распространения в Европе. Таксономическая часть завершается списком исключенных названий (только *Lactuca cretica* Desf., отнесенная в качестве синонима к *Steptorhamphus tuberosus* (Jacq.) Grossh.), перечнем гибридов, которым были даны латинские названия, индексом к таксономической части, индексом хромосомных чисел, перечнем благодарностей, обширным и полноценным списком литературы, в который включены 200 работ, и иллюстрациями: 23 фотографиями гербарных образцов и 5 таблицами рисунков; фотографии воспроизведены посредственно, а рисунки, выполненные известным художником И. Крейча (Jindřich Krejča), очень хороши.

Автор принимает политипическую концепцию (точнее — один из ее вариантов). Так, для *Lactuca viminea* приняты следующие таксоны:

ssp. *viminea*
ssp. *viminea* var. *viminea*
ssp. *viminea* var. *viminea* f. *integrifolia* (DC.) Oborny
ssp. *viminea* var. *viminea* f. *fasciculata* Wierzb. ap. Heuff.
ssp. *viminea* var. *contracta* (Vel.) Feráková
ssp. *alpestris* (Gandog.) Feráková
ssp. *chondrillaeflora* [1] (Boreau) Bonnier
ssp. *chondrillaeflora* subvar. *divaricata* Rouy
ssp. *chondrillaeflora* subvar. *divaricata* f. *integrifolia* (Lamt.) Feráková
ssp. *ramosissima* (All.) Bonnier

В 1940 г. В. Л. Комаров писал, что «в систематике сейчас твердая линия на то, чтобы добиться систематического установления монотипных видов. . .» (Учение о виде у растений, с. 209). Как мы видим, обработка Фераковой с ее многоэтажной и типично «ашерсоновской» таксономией не согласуется с высказыванием В. Л. Комарова. В этом однако, ничего удивительного нет, поскольку так называемая политипическая концепция вида всегда пользовалась успехом у европейских систематиков. Грустно, однако, другое: утрата оригинальных позиций, связанных с представлением о виде В. Л. Комарова, наблюдаемая в последние годы и в работах части советских систематиков.

---

[1] Лучше писать — chondrilliflora.

В целом монографический обзор Фераковой представляет значительный шаг вперед в изучении рода *Lactuca*. Она продемонстрировала хорошее систематическое чутье, разбираясь в европейских видах, в большинстве своем очень полиморфных и поэтому весьма трудных для понимания. Несомненно, что труд В. Фераковой будет долгие годы служить основой для углубленного познания всех представителей рода *Lactuca*.

М. Э. Кирпичников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VII 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.4

W. Braune, A. Leman, H. Taubert. Praktikum zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pflanzen. (Zur Einfuhrung in den Bau, das Fortpflanzugsgeschenen und die Ontogenie der niederen Pflanzen und die Embryologie der Spermatophyta). Gustav Fischer, 1976, S. 1—448, 707 Teilbildern in 128 Abb. und Randleistenschemata auf 63 S. (**В. Брауне, А. Леман, Г. Тауберт.** Практикум по морфологии и развитию растений. (Введение в строение, процессы размножения и онтогенез низших растений и эмбриологию семенных растений). 1976).

YU. E. PETROV, V. A. MELNIK. (A REVIEW). *W. BRAUNE, A. LEMAN, G. TRAUBERT.* PRACTICAL MANUEL ON MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF PLANTS. 1976.

Рецензируемая книга — вторая из числа «Практикумов», опубликованных В. Брауне, А. Леманом и Г. Таубертом. Ранее в этом же издательстве вышел из печати «Pflanzenanatomischen Praktikum» (Jena, 2 Auflage, 1971).

Работая над вторым практикумом, авторы исходили из того, что при современных исследованиях биологических явлений и процессов на любом уровне, а также для успешной работы в области промышленной микробиологии, прикладной гидробиологии, фитопатологии, рационального использования и охраны окружающей среды требуются разносторонние знания о различных организмах: об особенностях их строения, развития и размножения, о положении в системе органического мира, об условиях существования в природе и в лаборатории и т. д.

Книга состоит из 7 основных разделов (с. 12—352), в которых рассматриваются все группы растительных организмов, включая бактерии и грибы. Кроме них есть «Дополнение» (с. 353—370), посвященное митозу и мейозу, «Методические указания» (с. 371—421), «Литература» (с. 422—423), предметный указатель (с. 424—442) и указатель растений (с. 443—448).

Все основные разделы книги состоят из более мелких подразделов, посвященных отдельным таксонам (классам, порядкам, семействам, родам). Степень подробности изложения материалов о таксонах одного и того же ранга часто неодинакова.

Все подразделы о таксонах, так же как и два подраздела «Дополнения», построены по одному плану: они делятся на теоретическую и практическую части.

Теоретическая часть каждого раздела или подраздела содержит сведения о главнейших признаках групп растений (морфологических, биохимических, цитологических) и об особенностях их размножения; иногда здесь приводятся данные об их экологии и значении в природе и в жизни человека. Тут же имеются схематические изображения важнейших структур. В разделах, содержащих описания организмов от бактерий до мохообразных, приведены краткие обзоры систем каждой из групп. Иногда

даны ключи для определения порядков (зеленые водоросли) или важнейших родов (диатомовые водоросли и некоторые порядки зеленых водорослей; у сумчатых грибов — сем. *Ascobolaceae*).

Практическая часть к каждому подразделу включает одну или несколько практических работ по изучению различных свойств и особенностей той или иной группы организмов. Они могут быть самыми различными в зависимости от особенностей группы и возможностей практического осуществления. Целями наблюдения являются строение вегетативных частей, строение и развитие генеративных структур, процессы оплодотворения, мейоз при спорогенезе, прорастание спор и т. д. В качестве примера приведем названия некоторых практических работ: «Организация клетки и процессы деления у одноклеточных *Volvocales*», «Колониальные *Volvocales*; морфология и размножение», «*Vaucheria* (вегетативное строение, размножение»), «Бурые водоросли без чередования поколений. Оогамия, процесс оплодотворения», «Вегетативное (почкование) и половое размножение (мейоз, развитие и прорастание аскоспор) при гаплоидно-диплоидном цикле развития у *Saccharomycetaceae*», «Строение апотеция и развитие сумок и аскоспор у *Pezizales*», «Строение вегетативного стебля» (у хвощевидных), «Спорофиллы со спорангиями; споры, прорастание спор» (у хвощевидных), «Строение тычинок», «Пыльца. Развитие микрогаметофита», «Зародышевый мешок», «Развитие зародыша» и т. д.

В «Дополнении» приведены практические работы по наблюдению за митозом (у *Allium cepa* L.) и мейозом (у *Lilium candidum* L.).

Всего в книге изложены 63 практические работы. Как в основных разделах книги, так и в «Дополнении» описания работ даются по одной схеме. Цель наблюдения указывается в заголовке. Текст разбит на несколько рубрик: «Объект», «Получение материала» (сведения о местообитаниях, где можно собрать рекомендуемый объект, или как его вырастить наиболее простым способом), «Культура» (для микроскопических водорослей), «Препарирование» (указания по приготовлению временных и постоянных препаратов; приготовление постоянных препаратов в некоторых случаях описывается в дополнительной рубрике «Дальнейшее препарирование»), «Наблюдение» (что можно увидеть в препарате в статике или — для живых объектов — в динамике). Иногда имеются дополнительные рубрики: «Дальнейшие наблюдения», «Другие объекты», «Возможные ошибки».

Рубрики «Препарирование» и «Дальнейшее препарирование», кроме описания приемов работы, могут содержать отсылки к разделу «Методические указания». В этом разделе в алфавитном порядке под номерами описываются методы сбора и изучения растений; необходимые для этого приспособления; химические реактивы и красители. Здесь можно найти сведения по всевозможным вопросам: о покровных стеклах; о применении фазового контраста при микроскопировании; рецепт приготовления искусственной морской воды; рецепты средств для выращивания бактерий, различных групп водорослей и грибов; о методах стерилизации; о заливке в парафин микроскопических объектов; о способах посева на среду микроорганизмов и получения их чистых культур; о методах цитологических исследований. Всего приводится 109 советов, методик и указаний.

В разделе «Литература» авторы перечисляют 42 практикума и методические руководства на немецком, английском и французском языках. Из отечественных руководств упоминаются книга Л. И. Курсанова и Н. А. Комарницкого (1945 г.) и известный практикум по низшим растениям 1967 г., автором которого почему-то названа лишь Н. П. Горбунова, хотя он написан коллективом преподавателей МГУ.

Книга прекрасно иллюстрирована оригинальными графическими рисунками и микрофотографиями, которых особенно много. Практические работы иллюстрированы исключительно микрофотографиями. Часто они собраны в таблицы сериями, демонстрирующими развитие отдельных организмов. Например, *Volvox aureus* Ehrenb. на табл. 14 представлен 12 фотографиями, 6 из которых иллюстрируют все фазы развития новой колонии. Таким же примером является развитие пустул *Albugo candida* (Pers.)

Kunze на табл. 53. Микрофотографии выполнены с временных или постоянных препаратов при различных способах освещения. Они могут служить хорошим примером того, как надо использовать микрофотографию при изучении объектов растительного мира.

Рецензируемая книга — оригинальная и удачная разработка практикума по морфологии, развитию и размножению растений. Это первое издание, и, естественно, авторам не удалось избежать некоторых недостатков.

Нет единообразия в общей характеристике основных групп организмов. Схемы субмикроскопического строения клеток приведены только для бактерий и синезеленых водорослей. Для эукариотических организмов они отсутствуют. Желательно было бы дать такие схемы хотя бы для водорослей и грибов. Строение жгутика лучше привести не в разделе «Грибы», а в разделе «Водоросли», так как этот раздел по тексту следует раньше. В разделе «Водоросли» (эукариотические) даны, по Фотту, ступени морфологической организации тела. Многие из них можно найти и у бактерий, синезеленых водорослей и грибов. Увеличив число ступеней морфологической организации тела, например, введя «тканевую форму строения» и другие ступени, можно применить их и к другим группам растений, соответетственно дав понятие о них в самом начале книги.

Едва ли имеет смысл давать в практикуме ключи для определения важнейших родов, так как из-за своей краткости такие ключи могут привести к ошибкам, связанным с наличием близких родов. Но даже и приведенные в книге ключи требуют улучшения. Например, в ключе для определения порядков зеленых водорослей в некоторых случаях используется число ядер в клетках, в то время как есть более легко наблюдаемые признаки (форма хлоропластов).

Для *Fucus vesiculosus* L. ошибочно указано, что он растет по берегам почти всех морей мира (с. 134).

В последующие издания рецензируемого практикума желательно включить практические работы с *Laminaria saccharina* Lamour. — представителем чрезвычайно широко распространенного в морях порядка *Laminariales*. В культуре легко наблюдать ее зооспоры, развитие гаметофита, а при температуре около 10° С — появление гаметангиев и развитие проростков гаметофита.

В книге не различаются термины «хлоропласт» и «хроматофор».

При характеристике ржавчинных грибов (с. 216) плодовые тела спермогониальной стадии названы пикнидами, а споры этой стадии — пикноспорами. Это неверно, их следует называть соответственно пикниями и пикниоспорами. Пикниды же и пикноспоры — это плодовые тела и споры несовершенных грибов из порядка *Sphaeropsidales*.

Крайне мало материалов о большом многообразии конидиогенных структур у несовершенных грибов, а ведь на этом признаке сейчас разрабатывается новая система не только порядка *Hyphomycetales*, но и всего класса *Deuteromycetes* в целом.

Более удобной формой подачи методических советов было бы расположение их не по алфавиту, а по разделам (работа с микроскопом, фиксация материала и т. д.). Это помогло бы использовать указанный раздел и в качестве краткого справочника.

Все высказанные замечания нисколько не умаляют достоинств этой очень хорошей работы. Использование рецензируемого практикума при обучении студентов-биологов позволит готовить специалистов, не только обладающих глубокими теоретическими знаниями, но и владеющих методическими навыками в изучении морфологии, размножения и развития растений. Желательно издание перевода этой книги на русском языке.

Ю. Е. Петров, В. А. Мельник.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XI 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.28 (480)

T. Ulvinen, E. Ohenoja, T. Ahti, P. Alanko. A preliminary check-list of the fungi (incl. lichens) of the Kuusamo biogeographical province, N. E. Finland. Oulun yliopiston Oulangan biologisen aseman. Monisteita No. 1. Kuusamo. 1978 : 1—58. (**Т. Улвинен, Э. Оxеноя, Т. Ахти, П. Аланко.** Предварительный список грибов (включая лишайники) биогеографической провинции Куусамо, северо-восточная Финляндия, 1978)

N. S. GOLUBKOVA, V. A. MELNIK. (A REVIEW)

Опубликованная Биологической станцией университета Оулу в Ouланке (Финляндия) работа посвящена грибам и лихенизированным аскомицетам (лишайникам) интересного в флористическом плане района Фенноскандии — биогеографической провинции Куусамо. Она включает 4 округа: Куусамо, Посио, Салла и Тайвалкоски. Эта провинция довольно хорошо изучена в отношении высших растений и мохообразных. Микофлора и лихенофлора ее известны в значительно меньшей степени. Наиболее полные сборы грибов, притом в основном только базидиальных макромицетов, были сделаны М. Лаурила лишь в 30-х годах нашего столетия. За последние два десятилетия сборы грибов из этого района значительно увеличились, отчасти благодаря существованию Биологической станции в Оуланке. Сведения же о лишайниках имеют значительно большую давность. Достаточно сказать, что работа Вайнио о лишайниках этого района была опубликована без малого 100 лет назад (1881, 1883 гг.).

В настоящее время можно считать, что большинство представителей агариковых, гастеромицетов, значительной части афиллофоровых, сумчатых макромицетов, мучнисто-росяных, головневых и ржавчинных грибов выявлено здесь достаточно полно. Пиреномицеты и несовершенные грибы почти не исследованы. Лихенизированные аскомицеты из Куусамо изучены достаточно полно; остался пробел в изучении состава накипных лишайников.

К 1978 г. список грибов и лишайников, в составлении которого приняли участие сотрудники университета Оулу Т. Улвинен и Э. Охеноя и сотрудники Хельсинского университета Т. Ахти и П. Аланко, насчитывал 1838 видов и внутривидовых таксонов. Важной особенностью этого списка является то, что в него включены сведения о грибах и лишайниках советской части биогеографической провинции Куусамо (прилегающие районы Карельской АССР и Мурманской обл.). В списке названия грибов и лишайников, известных только из этих районов, взяты в скобки. Всего таких грибов и лишайников оказалось 362 вида и внутривидовых таксона, т. е. почти одна пятая всего выявленного состава.

Из общего списка 1838 грибов и лишайников к базидиомицетам относится 662, к сумчатым — 261, к «микромицетам» (низшие, сумчатые, базидальные и несовершенные) — 253, к миксомицетам — 27 и к лихенизированным аскомицетам — 635 видов и внутривидовых таксонов. Сведения о них приводятся в четырех разделах: «макромицеты», «микромицеты», «миксомицеты» и «лихенизированные аскомицеты». Для большинства микромицетов указан субстрат, на котором собран тот или иной вид. Как названия грибов и лишайников, так и названия высших растений, на которых найдены микромицеты, приводятся с фамилиями описавших их авторов. Составители списка по возможности учли современную номенклатуру, привели синонимы. Особенно много их в разделе, посвященном лихенизированным аскомицетам. Это, по-видимому, связано с тем, что один из главных составителей этого списка Т. Ахти, являющийся весьма авторитетным специалистом по флоре и систематике лишайников, много внимания уделяет и их номенклатуре.

Высоко оценивая рецензируемую работу, отметим некоторые неточности. Например, неверно указано название и автор вида *Ramularia* (с. 37).

Написано «*R. karakulii* Golov.», тогда как следует писать «*R. karakulinii* N. Golov.». На той же странице есть опечатки.

Выход рецензируемого труда — заметный вклад в познание микофлоры и лихенофлоры соседней с нами страны. Эти сведения, несомненно, будут полезны советским криптогамистам при описании флор, написании определителей, при работах по географии грибов и лишайников.

Н. С. Голубкова, В. А. Мельник.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XII 1978.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 576.1

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ФИЛОГЕНИИ ЦЕНТРОСЕМЕННЫХ

A. N. SLADKOV. WORKING CONFERENCE ON PHYLOGENY OF CENTROSPERMOUS PLANTS

27 и 28 декабря 1977 г. в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова состоялось рабочее совещание по филогении центросеменных, организованное кафедрой высших растений МГУ, Московским отделением Всесоюзного ботанического общества и ботанической секцией МОИП. В совещании приняло участие более 50 ботаников Москвы, Ленинграда, Киева, Ташкента, Перми, Кемерова. На трех заседаниях было заслушано и обсуждено 12 докладов. Заявившие ранее о своем желании участвовать в работе совещания ботаники Тбилиси, Уфы, Воронежа, Тулы, Краснодара и Кировска по тем или иным причинам прибыть на него, к сожалению, не смогли. Тезисы их докладов, как и тезисы докладов, заслушанных на совещании, были опубликованы в «Материалах совещания по филогении центросеменных», выпущенных Издательством МГУ к началу совещания. Это издание содержит тезисы 23 докладов.

На первом заседании совещания к его участникам со вступительным словом обратился **В. Н. Тихомиров** (Москва), отметивший, что центросеменные представляют собой очень интересную в эволюционном отношении группу растений; требует уточнения положение входящих в ее состав семейств в системе цветковых растений; недостаточно ясны связи между ними. Поскольку кафедра высших растений МГУ включила в план своей научно-исследовательской работы комплексное изучение центросеменных, очень важно координировать работы всех ботаников, занятых изучением центросеменных, чтобы избежать дублирования, а также выявить вопросы, требующие особого внимания. Для этого в первую очередь следует выяснить, где, кем и в каких аспектах ведутся исследования центросеменных. Все это и имели в виду организаторы совещания, когда приняли решение о его проведении.

Вступительное слово оказалось и введением к логически продолжившему его первому докладу «Некоторые современные задачи исследования группы Centrospermae», с которым выступили **В. Н. Тихомиров** и **А. Н. Сладков**. В докладе было отмечено, что почти все систематики, даже сторонники разных концепций происхождения цветка и авторы как моно-, так и полифилетических систем покрытосемянных, считают центросеменные более или менее естественным таксоном. Но многие существенные вопросы продолжают оставаться дискуссионными. Так, обнаружение среди центросеменных двух групп семейств, представители которых образуют разные пигменты, позволяет сомневаться в монофилетичности *Centrospermae*. Неясно отношение основного ядра центросеменных к гречишным, свинчатковым, телигоновым, а также систематическое положение некоторых семейств внутри группы. Центросеменные могут быть интересной моделью для исследования некоторых общих эволюционных проблем (параллелизм, конвергенция, разная специализация; критерии примитивности и эволюционной продвинутости таксонов и т. п.). Решение этих проблем требует получения новых, обязательно сопоставимых сведений, в первую очередь из области широко понимаемой сравнительной морфологии.

Затем с докладом «Кариологический обзор важнейших таксономических групп центросеменных» выступила **Т. В. Алексеева** (Москва). Анализ обширного литературного материала показал, что основное число хромосом в одних семействах центросеменных устойчиво, в других очень лабильно. Так, стабильны числа хромосом у представителей семейств *Phytolaccaceae* и *Cactaceae*. Наибольшую изменчивость основного числа хромосом обнаруживает сем. *Caryophyllaceae*. Правильность разделения этого семейства на три подсемейства не подтверждается результатами исследования морфологии хромосом, так как их размеры и форма сильно варьируют у представителей всех подсемейств. Относительно стабилен исходный геном в сем. *Chenopodiaceae*. В сем. *Amaranthaceae* основное число хромосом очень изменчиво; разнообразны исходные геномы также в семействах *Basellaceae* и *Nyctaginaceae*. Общим предком центросеменных считают вымерших представителей *Phytolaccaceae*, *Aizoaceae* или *Molluginaceae* (исходный геном $x=9$). Далее развитие, по-видимому, шло в разных направлениях через полиплоидию, диплоидию, гибридизацию и, возможно, через структурные перестройки.

В докладе «О низком уровне специализации соцветий некоторых гвоздичных на примере *Agrostemma githago* L.» В. Р. Кондорская (Москва) уделила большое внимание общей морфологии цимозных соцветий, их трактовке разными авторами и соответствующей терминологии, используемой при описании соцветий гвоздичных (главным образом терминологии В. Тролля и Н. Н. Кадена). В докладе показано, что дихазием называют разные морфологические структуры, не гомологичные одна другой. Соцветии *Agrostemma githago* — это не простые монохазии и не простые дихазии, а лишь члены ряда от одиночного цветка до простого олиственного плейохазия или плейохазия из монохазиев, реже — до двойного плейохазия из монохазиев. Неопределенное число вариантов строения соцветия *Agrostemma githago*, как и других *Silenoideae*, его олиственность, постепенный переход от вегетативной части растения к соцветию, — все это свидетельствует о невысоком уровне специализации соцветия.

Н. Р. Бредихина (Ленинград) выступила с докладом «Способы включения в стель пучков пазушных побегов и значение этого признака для систематики некоторых гвоздичных». После краткого обзора работ, свидетельствующего о важном значении для систематики изучения нодальной анатомии, автор изложила результаты собственных исследований анатомического строения стеблей 11 видов *Silene*, 5 видов *Melandrium* и 1 вида *Lychnis*. У всех этих видов узлы однолакунные, слитно-однопучковые. При вхождении в стебель проводящая система пазушного побега делится на два пучка, которые располагаются по обеим сторонам листового следа. Ниже у разных групп видов эти пучки ведут себя по-разному: они присоединяются к стели, 1) пройдя одно междоузлие, 2) в области того же узла; 3) эти пучки и листовой след образуют веточно-листовой массив, входящий в лакуну. Последний тип считают эволюционно продвинутым. Среди исследованных растений обнаружены виды с примитивными чертами строения узлов, виды с чертами эволюционной продвинутости и виды, сочетающие в строении узлов как те, так и другие признаки. Докладчик считает, что характер вхождения пучков пазушных побегов в стель может быть важным признаком для внутривидовой систематики гвоздичных.

Доклад «О природе плаценты у *Gypsophila altissima* L.» сделала **Т. Д. Веселова** (Москва). Гинецей у *G. altissima* состоит из двух (редко трех) конгенитально сросшихся плодолистиков; края каждого из них срастаются между собой на вершине и в основании завязи, но свободны на небольшом протяжении близ вершины. Здесь сросшиеся края смежных плодолистиков расширяются, образуя два плацентарных тяжа (колонка не доходит до вершины завязи). В нескольких случаях внутри завязи были обнаружены сросшиеся между собой дополнительные плодолистики (в числе 1—3). Они располагаются на вершине колонки, несут семяпочки или не имеют их. Иногда стилодии этих плодолистиков располагались рядом со стилодиями основных плодолистиков. Гинецей с дополнительными плодолистиками был обычно трехмерным. Поскольку плодолистики могут располагаться только на оси цветка, верхняя часть колонки, где возникают дополнительные плодолистики, по-видимому, образована цветоложем. Таким образом, возникновение дополнительных плодолистиков внутри завязи у *G. altissima* свидетельствует о карпеллярно-осевой природе плаценты у этого вида.

В следующем докладе «К эмбриологии рода *Acanthophyllum* С. А. Меу.» **Д. Ю. Турсунов** (Ташкент) изложил результаты проведенного им сравнительно-эмбриологического исследования 5 видов рода *Acanthophyllum*, относящихся как к подроду *Acanthophyllum* (3 вида), так и к подроду *Allochrusa* (2 вида), который предложено считать самостоятельным родом. Исследование выявило не только общие для всех этих видов признаки (центробежное образование стенки пыльника, строение пыльцевых зерен, тип семяпочек, тип развития зародышевых мешков, эндосперма и зародыша), но и отличительные черты, характеризующие представителей подродов раздельно (число средних слоев стенки пыльника, число клеток археспория, степень развития эндоспермальных гаусториев).

С докладом «Сравнительно-анатомическое исследование плодов и вегетативных органов маревых Узбекистана», представленным Д. К. Саидовым и А. А. Бутник, выступила **А. А. Бутник** (Ташкент). В докладе были изложены результаты исследования анатомического строения покровов плодов, зародышей и листьев 40 видов маревых из 20 родов, а также морфогенеза 10 видов. Основные компоненты покрова плода — околоцветник, перикарпий, а у некоторых видов — и прицветники; различия в этих признаках позволили выявить 7 групп плодов. Структура спермодермы однообразна (свидетельство филогенетической однородности и продвинутости семейства). Зародыши большинства видов высоко дифференцированы, исключение — некоторые виды *Cyclolobeae*. Выявлены два направления в формировании первичной проводящей системы проростков, коррелирующие с типом мезофилла семядолей и строением почечки зародыша. У видов разных секций рода *Salsola*, находящихся на разных уровнях эволюционного развития, черты продвинутости и примитивности в анатомическом строении вегетативных органов наиболее четко проявляются на начальных этапах онтогенеза. Всем маревым свойственно поликамбиальное утолщение осевых органов. Пустынные виды маревых обнаруживают три типа поликамбиальности: дуговой, спирально-пучковый и разбросанно-пучковый (последний эволюционно более продвинут).

Участники совещания заслушали тезисы доклада В. И. Копычевой и Р. У. Кадыровой (Ташкент) «Морфолого-эмбриологические структуры в связи с эволюцией семейства маревых», которые по просьбе авторов, не имевших возможности приехать в Москву, зачитала А. А. Бутник. Авторы доклада пришли к заключению, что большое разнообразие способов цветения и опыления, а также строения семяпочек и зародыше-

вых мешков у исследованных ими 17 видов из 9 родов маревых свидетельствуют о разной степени специализации видов, находящихся на разных эволюционных уровнях.

В докладе «Экология опыления маревых каменистой и солончаковой пустыни юго-восточного Казахстана» **Е. И. Демьянова** (Пермь) сообщила о результатах исследований опыления у 27 видов из обоих подсемейств маревых, проведенных в течение 6 лет. Выявлено, что наиболее существенная черта антэкологии маревых — это разнообразие у отдельных таксонов разных способов опыления и совмещение их. По ведущему способу опыления установлены 3 антэкологические группы: экологические клейстогамы, преимущественно автогамные виды и преимущественно анемофильные виды. Энтомофилия обычно лишь сопутствует автогамии и анемофилии. В жестких экстрааридиых условиях на первый план выходит автогамия, а анемофилия и энтомофилия часто лишь сопутствуют ей.

В докладе А. П. Меликяна и **Н. Н. Терентьевой** (Москва) «Сравнительная морфология плодов и некоторые вопросы систематики семейства *Phytolaccaceae*», с которым выступил А. П. Меликян, были сообщены предварительные результаты исследования плодов представителей разных родов этого семейства. Типы плодов в семействе многообразны, но все они взаимосвязаны; полиморфизм плодов возник, по-видимому, в результате адаптации к разным агентам распространения. Это свидетельствует о естественности семейства *Phytolaccaceae* и не позволяет согласиться с мнением Хатчинсона о необходимости его деления на несколько семейств.

С докладом «О положении *Cactaceae* в филогенетической системе» выступил **С. А. Волгин** (Москва). Использовав как результаты собственных исследований кактусовых, так и литературные сведения о кактусовых и других семействах центросеменных, докладчик показал, что выделять кактусовые из центросеменных в особый порядок нецелесообразно. Целый ряд признаков, свойственных низшим кактусовым, позволяет считать *Cactaceae* примитивнейшим семейством центросеменных, хотя у разных представителей семейства специализации некоторых морфологических и анатомических признаков заходит далеко. Представители *Cactaceae* имеют общие признаки с *Illicium*. Все характерные черты строения разных семейств центросеменных могут быть выведены из признаков строения древних кактусовых. С примитивнейшими покрытосемянными центросеменные могут быть связаны через сем. *Illiciaceae*, предок которого был и предком *Cactaceae*.

В докладе «О некоторых особенностях строения соцветий в роде *Polygonum* L.» **В. С. Житков** (Москва) показал, что изучение строения соцветий растений этого рода помогает познать закономерности эволюции соцветий не только у представителей семейства гречишных, но и в целом у широко понимаемой группы покрытосемянных. Особенности соцветий горцев обусловлены структурой и положением кроющих листьев и прицветников, а также разными особенностями их морфогенеза. Структурные признаки соцветий могут служить для диагностики таксонов рода и показывают разнообразие путей эволюции соцветий цветковых растений. Резкое изменение морфогенеза побега в зоне соцветия может разрешить противоречие во взглядах на природу соцветий и цветка. Из-за различий морфогенеза побега в разные периоды его роста образующиеся листовые органы нельзя считать гомологами одного уровня, а соцветие и цветок — это не органы особого происхождения, но часть побега в новом — репродуктивном — состоянии.

С вопросами к докладчикам, а также в прениях по докладам выступили Н. А. Базилевская, А. А. Бутник, Т. Д. Веселова, С. А. Волгин, Е. И. Демьянова, В. С. Житков, В. Р. Кондорская, Л. И. Лотова, А. П. Меликян, Г. Б. Родионова, А. Н. Сладков, С. А. Смирнова, В. Н. Тихомиров, Д. Ю. Турсунов, В. Р. Филин, О. Н. Чистякова.

С заключительным словом выступил В. Н. Тихомиров.

Совещание приняло решение, в котором отметило, что центросеменные — весьма удачный объект для комплексных исследований, а стремление объединить усилия ботаников разных специальностей соответствует современной тенденции — привлечению к решению спорных вопросов систематики данных разных отраслей науки и результатов, полученных при использовании разных методов исследования. Совещание достигло основной цели: помогло обменяться информацией и способствовало улучшению координации исследований.

Совещание поручило кафедре высших растений МГУ продолжить установление деловых контактов с учреждениями и специалистами, занятыми изучением центросеменных, предпринять шаги для организации через систему Научного совета по проблемам ботаники обмена информацией о планах и результатах исследований центросеменных, обратиться в редакцию «Ботанического журнала» с просьбой опубликовать информацию о прошедшем совещании по филогении центросеменных.

Совещание отметило целесообразность организации следующих научно-координационных совещаний, как специально посвященных центросеменным, так и проводимых в рамках традиционных московских совещаний по филогении растений.

А. Н. Сладков.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XII 1978.

УДК 00.2704.31 : 006.3 : 502.7 : 581.52.4 (571.6)

V СЕССИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО РЕГИОНАЛЬНОГО НАУЧНОГО СОВЕТА ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ОХРАНЫ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА» (ХАБАРОВСК, 1—5 ИЮНЯ 1978 г.)

R. V. URAZMETOV, S. S. KHARKEVICH, N. N. KACHURA. V SESSION OF THE FAR EASTERN REGIONAL SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES FOR RATIONAL USAGE, PROTECTION AND TRANSFORMATION OF PLANT WORLD» (KHABAROVSK, JUNE 1—5, 1978).

На базе Хабаровского комплексного научно-исследовательского института (ХабКНИИ) ДВНЦ АН СССР с 1 по 5 июня 1978 г. состоялась V выездная сессия Дальневосточного регионального научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира». В работе сессии приняло участие более 60 человек, представляющих 23 научно-исследовательских учреждения, вузы, школы, заповедники, опытные станции, станции юннатов, отделения общества охраны природы и другие организации.

Открыл сессию председатель оргкомитета директор ХабКНИИ **М. Н. Бабушкин**. Он говорил о большой роли ботаников в изучении биологических ресурсов региона и края, о передовой роли ученых в пропаганде охраны богатейшей флоры и растительности советского Дальнего Востока, отметил необходимость более тесных связей науки и практики.

На семи заседаниях было заслушано и обсуждено 43 доклада и уделено большое внимание вопросам преподавания ботаники в средней школе и вузе, подготовке кадров ботаников.

На первом заседании заслушан отчет **Н. Н. Качура** (Биолого-почвенный институт — БПИ, Владивосток) о проведенных в 1977 г. ботанических исследованиях в 22 учреждениях и дана характеристика 38 темам, в том числе двум законченным, по материалам которых оформлены две диссертации.

В изучении флоры и растительности региона, кроме дальневостонных ботаников, принимали участие специалисты Московского государственного университета (МГУ), Центрального сибирского ботанического сада АН СССР (ЦСБС) и Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. Н. Вавилова (ВИР).

В отчетном году продолжалось изучение флоры высших растений советского Дальнего Востока. Обнаружено более 250 новых местонахождений сосудистых растений в Магаданской и Камчатской областях и в Приморском крае. Найдены новые для науки виды *Chrysosplenium* L., *Senecio* L., *Taraxacum* Wigg. Продолжается инвентаризация флоры сосудистых растений Кроноцкого и Зейского заповедников, Полян-Гурского междуречья, отдельных участков БАМа; найден ряд редких, а также термофильных видов, находящихся в Амурской обл. и Хабаровском крае на северном пределе ареала. Собрано около 150 000 листов гербария. Дальневосточный региональный гербарий пополнился более чем на 18 000 инсерированных листов, в результате чего общий фонд его превысил 140 000 листов.

Завершается подготовка «Определителя сосудистых растений Камчатской области» и «Определителя сосудистых растений Магаданской области». Сдано в печать руководство «Сорные растения Приморского края и меры борьбы с ними».

Продолжается изучение флористического состава и систематики пресноводных водорослей Приморья, доминирующих форм почвенных водорослей, головневых и ржавчинных грибов, пиреномицетов, макромицетов, почвенных гифомицетов, исследуются их ценотические связи. Изучается видовой состав лишайников и мхов, а также устанавливаются закономерности распространения микромицетов на Дальнем Востоке. Ведутся исследовательские работы по адаптации термофильной и криофильной микофлоры к воздействию экстремальных температур.

В сравнительном морфологическом изучении видов низших и высших растений широко используется сканирующий электронный микроскоп, позволяющий решать вопросы систематики изучаемых объектов.

Научно-исследовательскими учреждениями Дальнего Востока в 1977 г. разрабатывались научные основы рационального использования растительных ресурсов. особенно лесных, а также методы биологического мониторинга; изучались основные экологические факторы и их влияние на продуктивность кедровых лесов южного Приморья. Продолжалось изучение биологии и запасов промысловых водорослей. На Сахалине ведется изучение новых силосных растений, а также структуры и продуктивности ягодников. С целью выявления новых и ценных форм культурных и диких сородичей культурных растений обследованы районы, прилегающие к восточному участку БАМа, районы Сихотэ-Алиня и Приморья. Закончены работы по темам «Влияние обработки почвы и удобрений на урожай и качество сена лугов Амурской области» (Благовещенский сельскохозяйственный институт) и «Флора и растительность территории Полян-Гурского междуречья (Нижнее Приамурье)» (Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический институт).

Собирался материал для монографии «Сорные растения советского Дальнего Вос-

тока». Продолжалось изучение лесных и луговых биогеоценозов Приморья, проводились рекогносцировочные обследования лесной растительности в районе вулкана Толбачик. Подготовлены и сданы в печать монографии «Лесоводственно-географическое изучение основных лесных формаций Дальнего Востока», «Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока» и «Еловые леса полуострова Камчатка».

В Приморье начато геоботаническое обследование лугов в долине р. Раздольной, а на Сахалине — западных склонов Сусунайского хребта.

Изучалось строение и развитие лесных биогеоценозов как типичных участков биосферы. Начаты исследования структуры, географии и функционирования биогеоценозов с целью разработки основ управления эко- и геосистемами на ряде островов Тихого океана (экспедиции на научно-исследовательском судне «Каллисто»). На основе интерполяционных алгоритмов составлены первые крупномасштабные прогнозные карты растительности.

По теме «Прогноз комплексного освоения природных ресурсов, обоснование принципиальных направлений и проблем развития производительных сил регионов страны» разрабатывалась методика изучения биологической активности почв, продуктивности фитоценозов, необходимая для дальнейших исследований биологического круговорота и баланса веществ в болотных фитоценозах. Велись поиски основных направлений мелиорации с целью сохранения болот. Проводились работы по хоздоговорной теме по прогнозированию изменений окружающей среды в зоне влияния Буреинского гидроузла. Начато изучение динамики растительного покрова на гарях различного возраста.

В ряде научных учреждений ДВНЦ продолжалось изучение биологии и распространения редких видов сосудистых растений, а также разрабатывались рекомендации по их использованию и охране. Заинтересованным ведомствам передавались предложения по организации заповедников, заказников, памятников природы и охраны отдельных ботанических объектов, включающих редкие виды и растительные группировки. Для разработки мероприятий по охране растительности начато изучение влияния промышленных выбросов на окружающую среду. Завершается подготовка региональной «Красной книги редких видов растений, нуждающихся в охране» (320 видов).

В 1977 г. состоялась IV выездная сессия Совета и при его активном участии проведены 31-е Комаровские чтения. Ботаники региона приняли участие в ряде всесоюзных и региональных совещаний, конференций, симпозиумов. Опубликовано 3 монографии, 7 тематических сборников, 1 брошюра, 182 статьи, подготовлены и сданы в печать 6 монографий, 5 сборников, 122 статьи. Все более активизируется работа ботаников по пропаганде знаний в области охраны растительного мира.

С. С. Харкевич (БПИ) в докладе наметил основные направления ботанических исследований в регионе в 1981—1985 гг. В области флористики, систематики и географии низших и высших растений будет продолжаться подготовка многотомных изданий «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» и «Низшие растения и мохообразные советского Дальнего Востока». Исследования по анатомии и морфологии семенных растений будут проводиться на базе кафедры ботаники Дальневосточного государственного университета (ДВГУ) и Ботанического сада ДВНЦ АН СССР.

Предстоит решить большие задачи по изучению растительного покрова, в первую очередь его строения, классификации, а также географии растительных сообществ, и подготовить обобщающие сводки по типам растительности.

Богатый и своеобразный растительный мир региона заставляет провести работу по выявлению полезных растений, изучению их биологии и химического состава, определению запасов, разработке методов рационального использования и введения в культуру. Важную роль в этом должны сыграть ботанические сады, поэтому требуются укрепление и расширение их сети.

Охрана растительного мира, его генофонда должна развиваться по линии выявления, изучения и обеспечения охраны редких видов и растительных группировок как в заповедниках, так и путем создания коллекций растений в ботанических садах и введения ценных видов (декоративных, лекарственных и др.) в культуру. Для этого необходимо создать ряд структурных научных подразделений в Амурской, Камчатской и Сахалинской областях и улучшить подготовку научных кадров, особенно по фитоценологии и ботаническому ресурсоведению.

Оживленную дискуссию вызвали доклады М. Н. Бабушкина и Р. В. Уразметова, Б. М. Миркина и Б. И. Семкина.

В докладе М. Н. Бабушкина «О методологии изучения экосистем» было показано, что современные методы исследований не позволяют в необходимом для практики объеме решать задачи по управлению и целенаправленному преобразованию растительности в экосистемах, подвергающихся значительному антропогенному воздействию. В качестве одного из путей, позволяющих решить эти задачи, предлагается метод изучения свойств растительных сообществ, основанный на выявлении свойств отдельных растений и взаимодействии между ними с точностью, позволяющей получать динамические модели сообществ растений.

Р. В. Уразметов (ХабКНИИ) доложил о современном состоянии и перспективах биогеоценотических исследований. Он указал на опасность конфликта между человеком и средой и подчеркнул, что его разрешение связано с прогрессом экологии, способствующим интернациональному сотрудничеству ученых. Важной задачей является дальнейшее изучение биологической продуктивности растительных сообществ в различных почвенно-климатических зонах, а также выявление закономерностей функционирования растительных сообществ для прогнозирования их изменений и управления

ими. Предполагается, что единственным путем решения этой задачи является применение системного подхода.

В докладе **Б. М. Миркина** (Башкирский государственный университет) «Направление Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология» отмечается, что одной из основных задач изучения растительности региона является составление сводок по основным типам растительности. Наиболее пригодна для унификации принципов и методов классификации растительных сообществ теоретическая платформа эколого-флористической классификации Браун-Бланке, достоинствами которой являются стандартизованное и укрупненное понимание классификационных единиц, формализованная процедура обработки, строгость норм публикации и возможность трансформации классификации в типологические схемы, имеющие определенное хозяйственное значение.

В докладе **Б. И. Семкина** (Тихоокеанский институт географии, Владивосток — ТГИ) «Количественные методы в структурной биоценологии» приводится в систему многообразие мер близости, наиболее часто используемых в биоценологии для анализа шести бинарных отношений: включения и сходства описаний, включения и совместимости событий, зависимости и взаимозависимости признаков. Приводятся примеры анализа динамики растительных сообществ, перечисляются основные подразделения экологии и указывается роль систематиков в их развитии.

Специальное заседание было посвящено состоянию преподавания ботаники в средней школе и в вузе.

Интересное сообщение о работах студентов Дальневосточного государственного университета по изучению флоры и растительности Дальнего Востока сделала **Г. И. Ворошилова** (ДВГУ).

В докладе заслуженного учителя РСФСР **М. М. Николаева** (8-летняя школа с. Любитовка, Дальнереченский р-н, Приморский край) «Воспитание сознательного отношения к природе в процессе общественно полезной деятельности учащихся в школьном дендрарии» было показано большое познавательно-воспитательное значение экскурсий, туристических походов. В школе создан дендрарий на площади 10 га. Работа в нем помогает учащимся лучше усвоить курс ботаники и географии, приучает регулярно вести фенологические наблюдения, обеспечивает уроки раздаточным материалом. Традицией в школе стало проведение праздников: «День птиц», «Неделя сада», «День зеленого друга», «Месячник леса» и «День своего дерева». При школе функционирует школьное лесничество. На площади в 1000 га юные лесники ведут работу по восстановлению леса, изучают растительный и животный мир лесов, охраняют лес от пожара. За последние 2 года учащимися посажено 32 га сосны кедровой корейской, выращено 180 тыс. ее сеянцев, собрано и сдано 5 тонн кедровых «орехов», более 5 тонн семян амурского бархата, маньчжурского ореха, лимонника, 250 кг лекарственных растений. Изготовлено и вывешено 400 птичьих домиков. Учащиеся принимают активное участие в конкурсах, проводимых Всероссийским обществом охраны природы, журналом «Юный натуралист» и др. Тесный контакт с природой является основным условием прочного усвоения знаний.

В докладе **И. А. Громовой** (средняя школа № 22, Комсомольск-на-Амуре) «Воспитание бережного отношения к природе через урок и внеклассную работу в 5 классе» показаны пути формирования у учащихся материалистических взглядов, воспитания бережного отношения к природе и подготовке к активной деятельности по использованию и охране природных богатств. Природоохранительную пропаганду необходимо начинать с первых лет обучения, но особенно усиленно ее следует вести в 5 классе. Школа вносит большой вклад в озеленение Комсомольска-на-Амуре.

Б. К. Шибнев (средняя школа, с. Верхний Перевал, Пожарский р-н, Приморский край) в докладе «Фенологические наблюдения и экскурсии в природу — важный резерв повышения эффективности обучения ботанике и воспитания сознательного отношения к природе» показал, что проводимые опыты вызывают живой интерес у школьников, углубляют и делают более прочными теоретические знания. Учащиеся приучаются к самостоятельным наблюдениям и обобщениям. Практикуются письменные отчеты. Результаты работ публикуются в газете «Юный краевед» и в районной газете. В программу обучения входит проведение экскурсий по территории школьного дендрария. Обращено внимание на необходимость подготовки и публикации методических изданий для учителей и популярных изданий для учащихся, в первую очередь определителей растений, на обеспечение оборудованием школьных кабинетов, на создание в каждом районе станций юных натуралистов и на более тесные контакты научных учреждений со школами.

В докладе **Л. В. Нестеровой** (средняя школа № 32, Хабаровск) «Проведение лабораторных работ как средство выработки умений и навыков практической деятельности и воспитания сознательной дисциплины» большое внимание уделено организации самостоятельных лабораторных и практических работ, а также оснащению кабинета биологии натуральным материалом и наглядными пособиями.

Основную задачу преподавания ботаники в средней школе с целью природоохранительного просвещения **О. В. Сысоева** (Хабаровский государственный педагогический институт — ХГПИ) видит в воспитании у подрастающего поколения совершенно нового социально-нравственного подхода к ней, выработки экологического мышления. Содержание школьного курса ботаники не обеспечивает должного фундамента в этом плане, и поэтому необходима полная перестройка биологического образования в средней школе. Серьезной проблемой природоохранительного просвещения являются

выпуск фильмов и издание научно-популярной литературы, в решении которой должны принять участие ученые-ботаники дальневосточного региона.

В докладе **А. Е. Тихоновой** (ХГПИ) «Роль системы природоохранительного просвещения как одного из звеньев методической подготовки учителя-биолога в педагогическом институте» отмечалась актуальность проблемы подготовки в природоохранительном плане будущих учителей-биологов. Необходимо всемерно повышать познавательный интерес студентов к природе и вопросам ее охраны, а также уделять внимание методической подготовке будущего учителя-биолога к природоохранительной работе в школе. Это следует осуществлять в ходе проведения полевой практики по биологическим дисциплинам и прохождения курса методики преподавания биологии. Читаемый спецкурс «Охрана природы» включает основные аспекты указанной проблемы. Большую роль в улучшении методической подготовки студентов играет общественная сфера их деятельности: участие в работе первичной организации Общества охраны природы, в студенческих дружинах по охране природы, в фотоконкурсах, кинолектории и т. д.

В докладе «О подготовке определителей растений Приамурья для учителей и учащихся средней школы» **А. П. Нечаев** (ХГПИ) показал возросший уровень преподавания ботаники в средней школе. Но он отметил также, что многие учителя плохо знакомы с местной флорой. По мнению докладчика, это вызвано отсутствием определителей растений. Для учителей-биологов средней школы совершенно необходимы определители, написанные доступным языком и хорошо иллюстрированные.

На третьем заседании был заслушан ряд докладов по флористике и систематике низших растений.

Изучению планктона и перифитона некоторых рек и водохранилищ Приморского края с целью определения качества воды был посвящен доклад **Л. А. Кухаренко** и **Л. А. Медведевой** (БПИ). Определены численность и биомасса зоо- и фитопланктона в течение года.

В докладе **С. С. Бариновой** (БПИ) «Рекогносцировочное обследование ложа Артемовского водохранилища с целью прогноза развития в нем водорослей» приводятся результаты исследований за один год. Выявлено 124 видовых и внутривидовых таксона, из которых 23 вида указываются впервые для территории Дальнего Востока, один вид является новым для СССР. На основании сравнения альгофлоры ложа Артемовского водохранилища с уже сформировавшимися флорами других водохранилищ дан прогноз развития массовых видов, относящихся к разным типам водорослей.

Некоторые итоги изучения почвенных патогенных грибов, главным образом плодовых, овощных и зернобобовых культур, в Приморском крае освещаются в докладе **С. А. Жуковской** (БПИ). Выявлено, что многие болезни растений вызываются грибами, встречающимися в почве. Их широкое распространение в сочетании с патогенными свойствами представляют особую опасность для растений. Вредоносность почвенных патогенов усиливается еще и тем, что многие из них развиваются на растениях не только в период вегетации, но и во время хранения урожая. Поражение растений проявляется по типу листовых пятнистостей, корневых гнилей, усыхании и увядания, как скоротечного, так и хронического.

Изученность систематического состава мхов Южного Приморья освещена в докладе **Л. В. Бардунова** (ЦСБС) и **В. Я. Черданцевой** (БПИ). Приведено 400 видов листостебельных мхов, в том числе 12 видов впервые указываются для СССР. Флора мхов Южного Приморья, как и флора всех высших растений, почти целиком лесная, неморальная (в ее наиболее южном теплолюбивом варианте) и заметно обогащена субтропическими видами.

С. К. Гамбарян (БПИ) изложила результаты исследования флоры печеночных мхов Верхне-Уссурийского стационара БПИ (Приморский край). Выявлено 44 вида, по видовому составу наиболее богаты долинные кедрово-широколиственные и пихтово-еловые папоротниково-зеленомошные леса. Наиболее широко представлены печеночники органических субстратов (гниющая древесина, валеж). Найдено 2 новых вида для региона, 1 — для материковой его части, 4 — для юга и 13 — для Приморского края.

В докладах четвертого заседания освещены вопросы флористического характера, а также биоморфологические и анатомические особенности высших растений Дальнего Востока.

В докладе С. С. Харкевича (БПИ), посвященном флористическому районированию советского Дальнего Востока в его административных границах (Амурская, Магаданская, Камчатская и Сахалинская области, Хабаровский и Приморский края), отмечено, что во «Флоре СССР» для этой территории принято 9 районов. В Дальневосточном региональном гербарии выделены дополнительно Командорский и Курильский районы. В подготавливаемой сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» установлены на зональной основе 18 районов: Арктическая зона — Чукотский (с подрайонами), Бореальная зона — Анюйский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Колымский, Охотский (с подрайонами), Алданский, Верхне-Зейский, Камчатский (с подрайонами), Командорский, Северо-Курильский, Северо-Сахалинский; Неморальная, или Восточно-Азиатская, зона — Нижне-Зейский, Буреинский, Амгуньский, Уссурийский, Южно-Курильский и Южно-Сахалинский. Недостаточно представлены сборы из Камчатского, Алданского, Верхне-Зейского, Нижне-Зейского, Амгуньского, Командорского, Северо-Курильского и Южно-Курильского районов.

Предварительные итоги флористического изучения Зейского заповедника приведены в докладе **И. А. Губанова, В. С. Новикова, К. Л. Тарасова** (МГУ). Ими указано

550 видов сосудистых растений, в том числе ряд новых видов для Амурской обл. и Дальнего Востока и предложено расширить территорию заповедника за счет прилегающих участков лесов с елью аянской, гольцов, в также части Верхне-Зейской равнины.

В докладе **С. Д. Шлоттауэр** (ХабКНИИ) «Некоторые фитогеографические особенности северо-западной части хребта Геран» приведены новые местонахождения редких арктических растений для юга Дальнего Востока.

В докладе **Т. Н. Ульяновой** и **Н. М. Черноморской** (ВИР) «Основные засорители сельскохозяйственных культур Хабаровского края и вопросы их биологии» освещены результаты планомерного обследования сорно-полевой флоры и засоренности полей советского Дальнего Востока. Основные злостные засорителв относятся к биологическому типу однолетников, точнее к «настоящим» яровым.

В докладе **Г. Д. Дыминой** (Благовещенский педагогический институт — БГПИ) «Строение и признаки отличия вегетативных органов у трех доминирующих осок Приамурья» рассмотрены широко распространенные кочкообразующие виды осок: *Carex appendiculata* Kük., *C. schmidtii* Meinsh., *C. minuta* Franch.

Результаты анатомического исследования вегетативных органов этих видов осок были освещены в докладе **У. А. Петровой** и **Г. Д. Дыминой** (БГПИ), показанших, что строение эпидермы листа, характер расположения устьиц и строение механической ткани могут служить дополнительными признаками при определении этих видов осок.

О. Н. Симонова (ХГПИ) в докладе «Онтогенез цветков *Oplopanax elatum* (Nakai) Nakai» доложила о результатах морфолого-цитологического изучения цветка заманихи высокой в онтогенезе на горе Криничной в Приморском крае. Цитологический анализ показал существенные нарушения в развитии репродуктивной сферы. Полученные данные свидетельствуют о том, что в изученной популяции растения заманихи — полигамно-двудомные.

В докладе **Н. Д. Телекало** (ХГПИ) «Стеблелист мощный (*Caulophyllum robustum* Maxim.) в Приамурье» охарактеризованы распространение и запасы вида, встречающегося у нас в стране лишь на территории Хабаровского и Приморского краев и на о. Сахалин. Для флоры Курил он является новым видом.

Вопросам рационального использования растительных ресурсов и эволюции лесных и луговых биогеоценозов были посвящены доклады двух заседаний.

В докладе **Б. С. Петропавловского**, **Б. И. Семкина** и **Л. А. Усольцевой** (ТИГ) «Экология типов растительности» рассматривались методы мониторинга растительного покрова как логического развития геоботанической индикации, с одной стороны, и как составляющей мониторинга окружающей среды, с другой. Одной из задач является изучение экологической устойчивости растительных группировок, прогнозирование изменений структуры и продуктивности растительности. Освещено влияние различных факторов среды на структуру и продуктивность растительного покрова в планетарном (мелком) масштабе и показана принципиальная возможность их моделирования. С помощью ЭВМ осуществляется автоматическая распечатка карты экологической устойчивости растительного покрова.

Проблеме изучения функционирования сообществ был посвящен доклад **М. Х. Ахтямова** (ХабКНИИ), в котором отмечается необходимость постановки задачи управления и прогнозирования изменений сообществ с применением системного подхода. Возможны два пути решения проблемы: макроподход в микроподход. В первом случае выявляются общие закономерности, во втором (более сложном) — система расчленяется на элементарные функциональные подсистемы.

В докладе **А. А. Бабурина** (ХабКНИИ) «Биогеохимические основы устойчивости климаксовых сообществ» климакс рассматривается как узловая стадия сукцессии, сообщество, достигшее относительного равновесия в «зрелых ландшафтах современной эпохи» и являющееся основным объектом изучения фитоценологии и биогеоценологии, а также природоохранительных мероприятий. Основное отличие климаксовых сообществ от сериальных заключается в способности сохранять выработанный тип биологического круговорота неопределенно долго. Рассмотрены организменные, популяционные и фитоценотические факторы биогеохимической регуляции.

В докладе **Л. Н. Мироновой** (Бот. сад ДВНЦ АН СССР) «Антэкология ирисов Приморья» показана зависимость их нектароспособности и жизнеспособности пыльцы от экологии вида, фаз цветения, метеоусловий, а также влияние последних на интенсивность цветения и опыление. Даны практические рекомендации для применения их в гибридизационно-селекционной работе и семеноводстве.

В докладе **А. Ф. Журавкова** и **В. Н. Дюкарева** (Бот. сад ДВНЦ АН СССР), посвященном рокреационным лесам Приморья, дана схема функционального зонирования этих лесов; выделяются 5 категорий леса по интенсивности их использования. Докладчиками поставлены конкретные задачи возможности использования и охраны рекреационных лесов в связи с отсутствием их аналогов в других районах страны.

Результаты изучения деревьев и кустарников в культуре на Камчатке представлены в докладе **Е. В. Извековой** и **Е. П. Коллегова** (Камчатская ЛОС). Исходным материалом для организации питомника служат семена, полученные от научных и хозяйственных организаций. В условиях юго-востока Камчатки удовлетворительно растут около 40 видов экзотов, выращенных в питомике. В будущем предполагается создание дендрария.

Л. М. Пшенникова (Бот. сад ДВНЦ АН СССР) осветила некоторые эколого-биологические и анатомические особенности восьми приморских кленов и перспективы их использования в озеленении.

В докладе **Т. Ф. Шелестовой** (ХабКНИИ) «Луга Средней Зеи» были изложены результаты анализа флоры пойменных лугов по систематическому составу, жизненным формам, экологии и географическому распространению. Приведены итоги синтаксономического анализа луговой растительности пойменных лугов по сводным спискам по методу Браун-Бланке на основе флористического критерия.

В докладе **И. Г. Корневой** (СахКНИИ) «Задачи стационарных исследований ценозов ягодных растений на Сахалине» показано, что изучение биологии и экологии видов ягодных растений даст возможность разработать рекомендации для распространения наиболее ценных видов в другие, экологически близкие районы.

Доклад **М. В. Суховеевой** (Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии) «Видовой состав и распределение макрофитов у северо-западного побережья Охотского моря» дает представление о распределении макрофитов в зависимости от глубины их обитания и доминирования по численности и биомассе.

На седьмом заседании были заслушаны доклады по вопросам использования и охраны редких видов флоры Дальнего Востока.

А. И. Нечаев (ХГПИ) в докладе «Исчезающие водные растения Южного Приамурья» отметил, что Нижнее Приамурье (от впадения р. Уссури в Амур и до его устья) является северным пределом распространения многих видов водных растений (*Nymphaea* L., *Trapa* L., *Trapella sinensis* Oliv., *Zizania latifolia* Turcz., *Monochoria korsakowii* Regel et Maac и др.). Редкими видами становятся *Acorus calamus* L., *Scirpus tabernaemontanii* Gmel., *Glyceria triflora* Kom. и др. Предложены комплексные меры охраны этих исчезающих и редких растений в естественных водоемах Нижнего Приамурья (создание заказников, введение в озеленение, регулирование численности ондатры).

Особенности плодоношения некоторых редких видов растений в заповеднике «Кедровая падь» были освещены в докладе М. В. Раковой (заповедник «Кедровая падь»). Климатические условия заповедника накладывают своеобразный отпечаток на биологические особенности видов, на их плодоношение, в частности наблюдается повышенная роль гетерокарпии.

В докладе **В. М. Урусова** (заповедник «Кедровая падь») «Вековые смены растительности в заповеднике „Кедровая падь“» на основе современного распределения по рельефу бореальных видов, каменноберезняков и елово-пихтовых лесов с тисом и заманихой сделан вывод о значительно более широком распространении горной тайги на территории заповедника в прошлом. Большая роль в вековой смене лесов придается пожарам. Подчеркивается небольшое и явно фрагментарное распространение дубняков до активизации хозяйственной деятельности человека.

В докладе «Культивирование редких и исчезающих видов дендрофлоры Приморья как одна из форм их охраны» **Л. Н. Слизик** (Бот. сад ДВНЦ АН СССР) предлагает размножать наиболее ценные виды и пополнять ими как коллекции в ботанических садах, так и в парках, зеленых зонах и школах. Работа по введению в культуру с параллельным изучением биологии должна охватить все виды дендрофлоры Приморья, нуждающиеся в охране.

В докладе **Б. С. Петропавловского** (ТИГ) «Современное состояние, пути охраны и рационального использования кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока» показано, что экономическая эффективность использования кедровых лесов даже только для заготовки «орехов» в несколько раз выше в сравнении с односторонней ориентацией использования их на древесину. Для положительного решения проблемы охраны кедровых лесов необходимо перевести их из III группы в II группу, перейти на добровольно-выборочные и постепенные рубки, обеспечивающие использование низкосортной древесины, ускорить развитие лесохимии и деревообрабатывающей промышленности, а также увеличить капиталовложения в противопожарное устройство лесов и организацию активной защиты кедровников от пожаров.

В обсуждении докладов и проекта решения приняло участие 22 человека.

Сессия одобрила сводный отчет о научно-исследовательской работе по проблеме за 1977 г., а также деятельность бюро Совета за отчетный период и выразила благодарность оргкомитету и руководству ХабКНИИ за подготовку и проведение сессии.

В принятом решении указано на необходимость установления более тесных контактов с вузами, имеющими биологическую специализацию, и средней школой. Сессия обратилась с просьбой к Президиуму ДВНЦ АН СССР рассмотреть вопрос об организации ботанических (биологических) подразделений в Амурской и Камчатской областях, ускорению строительства ботанических садов во Владивостоке и Южно-Сахалинске, созданию лаборатории ботанического ресурсоведения во Владивостоке.

Участники сессии обратились с призывом ко всем ботаникам региона принять активное участие в осуществлении дальнейшего социально-экономического прогресса, в развитии производительных сил и комплексном освоении природных богатств региона, в том числе и растительных, играющих все возрастающую роль в экономике страны, повышать эффективность и качество проводимых исследований, более тесно увязывать их с запросами народного хозяйства, просвещения и медицины.

В 1978 г. при ДВНЦ АН СССР создана Комиссия по охране окружающей среды и рационального использования природных ресурсов. Наш Совет стал одной из секций этой Комиссии.

Следующая VI сессия секции состоится в 1980 г.

После окончания сессии участникам была предоставлена возможность ознакомиться с такой ботанической достопримечательностью, как дендрарий Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства, и растительным миром хребта Хехцир.

Р. В. Уразметов, С. С. Харкевич, Н. Н. Качура.

Хабаровский комплексный научно-исследовательский институт ДВНЦ АН СССР,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 9 IX 1978 г.

May, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ